

SÉRIE A, N° 4051

N° D'ORDRE :

4902

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ANDRÉ GRIBENSKI

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE FONCTIONNELLE DES CANAUX SEMI-CIRCULAIRES CHEZ LA GRENOUILLE (*RANA ESCULENTA*).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

29 OCT 1963

devant la Commission d'examen.

MM. COUTEAUX *Président.*

SOULAIRAC

BUSER.

} *Examineurs.*

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

1963

SÉRIE A, N° 4051

N° D'ORDRE :

4902

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ANDRÉ GRIBENSKI

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE FONCTIONNELLE DES CANAUX SEMI-CIRCULAIRES CHEZ LA GRENOUILLE (*RANA ESCULENTA*).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. COUTEAUX	<i>Président.</i>
SOULAIRAC	} <i>Examineurs.</i>
BUSER	

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

1963



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen M. ZAMANSKY

G. JULIA.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	ULRICH.....	T	Physiologie végétale.
PRENANT.....	T	Anat. et Histol. comparée.	MARÉCHAL	T	Optique théorique et appl.
GRASSE.....	T	Évolution des êtres organisés.	KIRRMANN	T	Théories chimiques.
PRÉVOST.....	T	Chimie organique	CHADEFAUD	T	Botanique.
WYART	T	Minéralogie et Cristallographie.	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie de la nutrition.
TEISSIER	T	Zoologie.	SALEM.....	T	Mathématiques générales.
MANGENOT.....	T	Biologie végétale (Orsay).	LELONG	T	Applic. de l'analyse à la géom.
AUGER	T	Physique quantique et relativité.	DEVILLERS.....	T	Anatomie et Histologie comp.
MONNIER.....	T	Physiologie générale.	EHRESMANN.....	T	Topologie algébrique.
PIVETEAU.....	T	Paléontologie.	FRANÇON.....	T	Physique (S.P.C.N.).
ROCARD.....	T	Physique (E.N.S.).	GLANGEAUD.....	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	GODEMENT.....	T	Mathématiques (M.P.C.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.	PISOT	T	Technique mathém. de la Phys.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.	ROCH	T	Géologie.
COULOMB.....	T	Physique du Globe.	SCHATZMAN	T	Astrophysique.
M ^{lle} COUSIN.....	T	Biologie animale (S.P.C.N.).	TERMIER	T	Paléontologie stratigraphique.
CHRÉTIEN.....	T	Chimie minérale.	ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
DRACH	T	Zoologie.	LENNUIER	T	Physique (M.G.P.).
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).	RIZET	T	Génétique.
EPHRUSSI	T	Génétique.	ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
RIVIÈRE	T	Géologie (S.P.C.N.) et Sédim.	M ^{me} TONNELAT.....	T	Physique théorique.
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P.C.B.).	DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
R. LUCAS	T	Recherches physiques.	SOUCRAY	T	Chimie générale.
A. THOMAS.....	T	Biologie cellulaire.	AIGRAIN	T	Électrotechnique générale.
ARNULF	T	Optique appliquée.	BRUSSET.....	T	Chimie systématique.
MORAND	T	Physique Enseignement.	M. LEVY.....	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
SOLEILLET.....	T	Physique (P.C.B.).	M ^{me} CHAIX	T	Chimie biologique.
FORTIER	T	Mécanique expér. des Fluides.	M ^{me} HUREL-PY.....	T	Biologie végétale (P.C.B.).
DANJON.....	T	Astronomie.	PIAUX.....	T	Chimie (M.P.C.).
PETIT.....	T	Biologie maritime.	BRUN	T	Mécanique théorique des Fluides.
QUENEY	T	Météorologie et dyn. atm.	LEDERER.....	T	Chimie biologique.
GALLIN	T	Embryologie.	M ^{me} DUBREIL	T	Mathémat. (Agrégation).
EICHHORN	T	Botanique.	M ^{me} LELONG	T	Mathématiques II (E.N.S.).
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S.P.C.N.).	BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).
M ^{lle} CAUCHOIS.....	T	Chimie physique.	COTTE	T	Physique électricité.
THELLIER.....	T	Physique du Globe.	DUBOTS J. E.....	T	Chimie organique.
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).	LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).	MICHEL A.	T	Chimie minérale (Orsay).
PONCIN.....	T	Mécanique générale.	OLMER	T	Énergétique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.	ROUAULT	T	Électricité (Orsay).
QUELET	T	Chimie organique.	GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
CAIGNARD	T	Géophysique appliquée.	BARCHIEWITZ	T	Chimie physique.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.	BROSSEL	T	Physique atomique.
CUVILLIER.....	T	Micropaléontologie.	BUSER	T	Physiologie comparée.
JUNG	T	Pétrographie.	CAMUS	T	Physiologie vég. (B.M.P.V.).
TRILLAT	T	Microscopie et diffr. électron.	CASTAING	T	Physique II Thermod. (Orsay).
WIEMANN.....	T	Chimie organique et structurale.	CURIEN.....	T	Minéralogie et Cristallogr.
JACQUINOT.....	T	Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	MOYSE	T	Physiologie végétale (Orsay).
VASSY.....	T	Physique de l'atmosphère.	NOIROT.....	T	Évolution des Êtres organ.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.	PANNETIER	T	Chimie générale (Orsay).
AMIEL.....	T	Chimie générale.	POSSOMPE.....	T	Zoologie.
HOCART	T	Minéralogie et Cristallographie.	PULLMANN	T	Chimie quantique.
J. P. MATHIEU	T	Physique (Optique).	TEILLAC	T	Physique nucléaire et Radioactivité.
COUTEAUX	T	Biologie animale (P.C.B.).	TONNELAT.....	T	Biologie physico-chimique.
MAY	T	Zoologie (Orsay).	VILLE	T	Écométrie.
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie.	WILLEMART	T	Chimie (P.C.B.).
FELDMANN.....	T	Biologie végétale marine.	DODE	T	Chimie (Orsay).
GUNIER	T	Physique des solides (Orsay).	FREYMAN	T	Recherches physiques.
JOST.....	T	Physiologie comparée.	GUINOCHE	T	Biologie vég. (S.P.C.N.) (Orsay).
FORTET.....	T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.	ROLLET	T	Chimie minérale.
SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.	M ^{lle} JOSIEN	T	Chimie (S.P.C.N.).
CHOUARD	T	Physiologie végétale.	CHEVALLEY.....	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.
MALAVARD	T	Aviation (Techn. aéronaut.).	ARNOULT.....	T	Électronique (Orsay).
BRELOT.....	T	Calcul différentiel et intégral.	CHAPELLE	T	Physique (Orsay).
NORMANT	T	Chimie organique.	DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).
BENARD.....	T	Chimie minérale.	DENY.....	T	Mathématiques générales (Orsay).
BUVAT	T	Botanique (E.N.S.).	GERMAIN	T	Mécanique théor. des Fluides.
DUGUÉ	T	Statistiques mathématiques.	G. LUCAS	T	Géologie.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.			

ALLARD	T	Chimie physique.	LWOFF	T	Microbiologie.
BERTHELOT	T	Physique des particules fond.	SIESTRUNCK.....	T	Mécan. phys. et expérimentale
BRICARD	T	Météorologie et Physique de l'Atmosphère.	LACOMBE.....	T	Métallurgie des métaux nucl.
M ^{me} ALBE-FES-	T	Psychophysiologie.	BROCHARD	T	Physique (P.C.B.) (Orsay).
SARD			CABANNES	T	Mécanique générale.
FRIEDEL.....	T	Physique des solides (Orsay).	LESIEUR	T	Mathématiques (M.P.C.) Orsay.
M. JULIA	T	Études des Molécules naturelles complexes.	MAZET	T	Mécanique générale (Orsay).
LENDER.....	T	Biologie animale (S.P.C.N.) (Orsay).	CAIRE		Géographie physique et Géologie dynamique.
MAGAT	T	Physico-chimie des radio-éléments.	COMOLET	T	Mécanique des Fluides.
M ^{lle} QUINTIN....	T	Électrochimie.	CORABOEUF		Physiologie animale.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.	DELLOUE.....		Physique de l'exosphère.
BENOIT	T	Physiologie animale (Orsay).	GORENFLOT.....		Physique II (Orsay).
DE POSSEL....	T	Analyse numérique.	HOULLON		Biologie animale (P.C.B.).
CHARLOT	T	Chimie analytique.	J. JULLIEN.....		Chimie (S.P.C.N.) (Orsay).
LEMÉE	T	Physiol. végétale B.M.P.V. (Orsay).	MALGRANGE.....	T	Techn. math. de la Physique.
GUÉRIN	T	Chimie (M.P.C.) (Orsay).	OLIVIER.....		Anthropologie.
M. CHATELET...	T	Chimie (P.C.B.).	NOZERAN.....	T	Botanique II (Orsay).
JEAN.....	T	Physique nucléaire (Orsay).	BLANC-LAPIERRE.	T	Physique (E.N.S.) (Orsay).
MATTLER	T	Physique (S.P.C.N.).	CHEVAUGEON....	T	Botanique (Orsay).
BERGERARD ..	T	Zoologie (Orsay).	KAHANE	T	Mathématiques (Orsay).
BERTEIN.....	T	Électronique (Orsay).	SAMUEL	T	Math. (E.N.S. fém.).
BOUSSIÈRES ..		Chimie des Radioéléments (Orsay).	KOURGANOFF...	T	Astronomie (Orsay)
M ^{me} COUTURE...	T	Thermodynamique et Mécanique physique.	THIRY	T	Mécanique céleste.
ELLENBERGER...	T	Géologie des grandes régions du globe.	ABELES		Physique (S.P.C.N.).
FRANC	T	Biologie animale (P.C.B.).	AMAT		Physique (P.C.B.).
SCHNELL.....	T	Botanique tropicale (Orsay).	AUBOIN		Géologie.
STOLKOWSKI...	T	Physiologie végétale.	M ^{me} BENOIT-		Physique nucléaire et radio-
ACHER		Chimie biologique (Orsay).	GUEUTAL.....		activité.
BAUDOIN		Biologie animale (P.C.B.).	BOUGIS		Biologie marine (Villefranche-sur-Mer).
BEAUMONT.....		Biologie animale (S.P.C.N.).	BRUHAT	T	Mathématiques (M.P.C.).
BLAMONT.....	T	Géophysique Ionosphère.	BRUNN.....	T	Géologie historique (Orsay).
BOURREAU		Botanique	CHABBAL		Physique (M.G.P.) (Orsay).
D. CURIE.....		Physique (M.G.P.).	DEHEUVELS	T	Mathématiques Prop. (Orsay).
DURAND-DELGA..	T	Géologie	D'ESPAGNAT		Physique théorique (Orsay).
FRÉON	T	Chimie organique (Orsay).	FURON		Géologie (S.P.C.N.).
HELLER	T	Physiologie végétale.	M ^{me} GANS.....	T	Génétique.
TORTRAT	T	Calcul des Probabilités.	GENEVES		Biologie végétale (P.C.B.).
CAILLEUX.....		Géologie (S.P.C.N.).	GUILBERT		Physique (C.S.U. Orléans).
MAGNAN	T	Physique (S.P.C.N.).	HUPE		Pétrographie.
DAUDEL	T	Mécanique ondulatoire appl. à la Chimie théor. et à la Physique nucléaire.	HOLLANDE	T	Biologie générale.
M ^{lle} FOURCROY ..		Biologie végétale (S.P.C.N.).	LIONS	T	Analyse numérique.
M ^{me} CHOQUET-	T	Mécanique analytique et Mé-	MAITTE.....		Chimie (P.C.B.).
BRUHAT		canique céleste.	MEYER		Physique propédeutique.
M ^{lle} VEIL		Physiologie générale.	NICOLAS		Géologie appliquée.
			PANIGEL.....		Biologie générale.
			RAVIER		Pétrographie.
			ROSEAU	T	Mécanique théor. des Fluides.
			ROUBINE		Électronique.
			SILBER.....	T	Chimie (P.C.B.).
			UEBERSFELD	T	Électronique.
			YVON.....	T	Théories Physiques.

Secrétaire général... .. R. POULLAIN

AVANT-PROPOS

Mes premiers pas dans le domaine de la Physiologie de l'Oreille ont été guidés par le Dr R. CAUSSÉ, Directeur du Laboratoire d'Otologie expérimentale de l'École Pratique des Hautes Études ; je ne voudrais pas commencer l'exposé de ce travail sans rendre hommage à sa mémoire et apporter ici le témoignage de mon fidèle et affectueux souvenir.

Je tiens à exprimer ma gratitude à M. A. FESSARD, Professeur au Collège de France, membre de l'Institut ; c'est à sa confiance et à son appui que je dois d'avoir pu continuer mes recherches, et je lui en suis profondément reconnaissant. Je remercie également MM. R. GARCIN et G. BOUDIN, Professeurs à la Faculté de Médecine de Paris, qui m'ont permis de poursuivre mon travail au Laboratoire de Pathologie générale de cette Faculté.

M. le Pr BUSER a bien voulu s'intéresser à ce travail et accepter d'en assumer la direction, puis d'en être le rapporteur ; je le remercie très vivement pour ces témoignages de confiance et pour l'aide qu'il m'a apportée par ses conseils et ses directives.

Plusieurs fois, au cours de mes recherches, j'ai eu à soumettre une coupe ou à demander un conseil à M. le Pr COUTEAUX ; j'ai toujours reçu de lui un accueil chaleureux et réconfortant, et je tiens à lui dire combien j'y étais sensible ; je suis heureux qu'il ait bien voulu accepter la présidence de mon jury de Thèse, et lui en exprime ma profonde reconnaissance.

M. le Pr SOULAIRAC m'a fait l'honneur de s'intéresser à ce travail et de bien vouloir en être juge, en acceptant de faire partie de mon jury de Thèse ; je le remercie très respectueusement pour la bienveillance qu'il m'a ainsi témoignée.

Qu'il me soit enfin permis d'exprimer mon affectueuse gratitude à mes collègues et amis A. CAUSIN et D. PRIVAULT, Professeurs agrégés aux Lycées Condorcet et Saint-Louis ; je leur dois beaucoup, non seulement pour les prises de vue cinématographiques que nous avons réalisées ensemble, mais encore pour les échanges d'idées qui accompagnaient et prolongeaient nos séances de travail.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

VUE D'ENSEMBLE SUR L'ANATOMIE ET LA PHYSIOLOGIE DES CANAUx SEMI-CIRCULAIRES.

Pages

I. — RAPPEL ANATOMIQUE SUR L'APPAREIL VESTIBULAIRE.....	7
II. — BREF HISTORIQUE DES CONNAISSANCES RELATIVES A LA PHYSIOLOGIE DES CANAUx SEMI-CIRCULAIRES.....	12
III. — LE PROBLÈME DU SENS DE STIMULATION DES CANAUx SEMI-CIRCULAIRES.....	14
IV. — LE MESSAGE NERVEUX DES CANAUx SEMI-CIRCULAIRES ET LA POLARISATION ÉLECTRIQUE DES CRÊTES AMPULLAIRES.....	21
V. — OBJET DU PRÉSENT TRAVAIL. MÉTHODES UTILISÉES.....	23

TECHNIQUES

I. — ÉLEVAGE ET CONSERVATION DES ANIMAUX.....	25
II. — OPÉRATIONS.....	26
III. — STIMULATION DES CANAUx SEMI-CIRCULAIRES HORIZONTAUX. ÉPREUVES ROTATOIRES	35

RÉSULTATS

CHAPITRE PREMIER. — ÉTUDE DES RÉACTIONS ROTATOIRES DE LA GRENOUILLE LORSQUE L'APPAREIL VESTIBULAIRE EST INTACT.....	39
A. Rôles respectifs des stimulations vestibulaires et des stimulations rétinienne.....	39
B. Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle dont l'appareil vestibulaire est intact.....	42
CHAPITRE II. — RÉACTIONS ROTATOIRES DE LA GRENOUILLE APRÈS SUPPRESSION D'UN LABYRINTHE OU D'UN CANAL SEMI-CIRCULAIRE HORIZONTAL.....	51
A. Suppression d'un labyrinthe.....	51
B. Suppression d'un canal semi-circulaire horizontal.	
1. Les effets de la suppression d'un canal horizontal, au lendemain de l'opéra- tion.....	56
2. La compensation ; les réactions rotatoires après compensation :	
a) Distinction entre la compensation et la régénération	63
b) Étude de la compensation	65

CHAPITRE III. — Régénération des fibres du nerf ampullaire du canal horizontal dans la crête ampullaire du canal vertical antérieur. Conséquences de la nouvelle innervation.	74
A. Quelques observations relatives aux fonctions des canaux verticaux antérieurs..	74
B. Innervation de la crête ampullaire du canal vertical antérieur par le nerf du canal horizontal.....	77
1. Description de l'opération.....	77
2. Conséquences fonctionnelles de la nouvelle innervation.....	77
3. Expériences de contrôle.....	79
4. Contrôle histologique.....	80
5. Discussion.....	81
C. Réactions rotatoires des grenouilles possédant la nouvelle innervation.....	83
<i>DISCUSSION GÉNÉRALE</i>	84
<i>RÉSUMÉ</i>	87
<i>SUMMARY</i>	89
<i>BIBLIOGRAPHIE</i>	92

Contribution à l'étude fonctionnelle des canaux semi-circulaires chez la Grenouille (*Rana esculenta*)

PAR

André GRIBENSKI *

INTRODUCTION

VUE D'ENSEMBLE SUR L'ANATOMIE ET LA PHYSIOLOGIE DES CANAUX SEMI-CIRCULAIRES

I. — Rappel anatomique sur l'appareil vestibulaire.

A. — ORGANISATION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL VESTIBULAIRE PÉRIPHÉRIQUE CHEZ LES MAMMIFÈRES

L'appareil vestibulaire périphérique est une partie du labyrinthe membraneux de l'oreille interne.

Le labyrinthe membraneux se trouve dans le labyrinthe osseux (fig. 1) ; il comprend les canaux semi-circulaires membraneux (dans les canaux semi-circulaires osseux), l'utricule et le saccule (dans la cavité appelée vestibule), et le canal cochléaire (dans le limaçon osseux ou cochlée).

La cochlée renferme l'organe périphérique de l'ouïe, innervé par le nerf cochléaire ; les canaux semi-circulaires, l'utricule et le saccule forment l'appareil vestibulaire périphérique, innervé par le nerf vestibulaire. Les fonctions du saccule, toutefois, sont mal connues chez les Mammifères (chez les Poissons et les Amphibiens, il semble bien être l'organe récepteur des vibrations) et l'on ne saurait affirmer qu'il participe à l'équilibration comme les autres parties de l'appareil vestibulaire ; mais on ne peut le séparer de cet appareil, en raison de sa structure et de son innervation.

*Laboratoire de Pathologie générale, Faculté de Médecine, 15, rue de l'Ecole de Médecine, Paris (6^e).

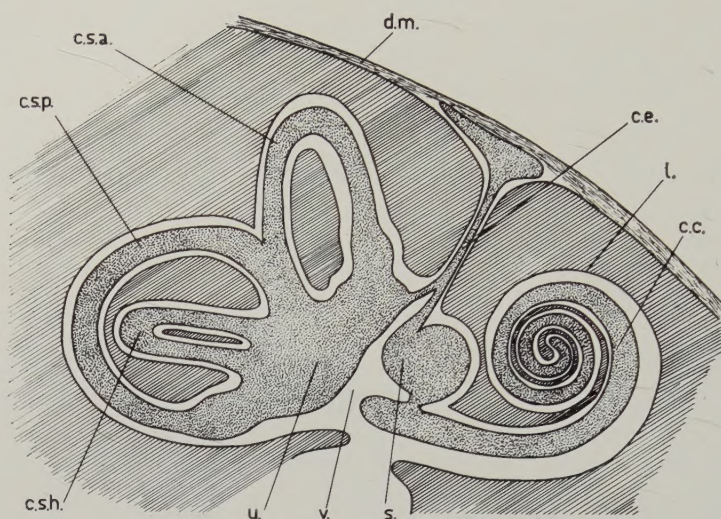


FIG. 1. — Labyrinthe osseux et labyrinthe membraneux.

v. : vestibule ; s. : saccule ; u. : utricule ; c.s.a. : canal semi-circulaire antérieur ; c.s.p. : canal semi-circulaire postérieur ; c.s.h. : canal semi-circulaire horizontal ; c.e. : canal endolymphatique ; d.m. : dure-mère ; l. : limaçon ; c.c. : canal cochléaire. Os en hachures, périlymphe en blanc, endolymphe en pointillé.

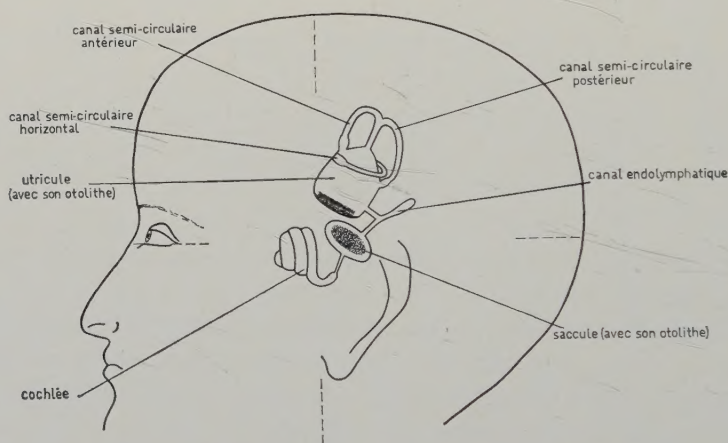


FIG. 2. — Disposition du labyrinthe dans le crâne, chez l'Homme (projection sur le plan sagittal) (d'après QUIX).

Le labyrinthe membraneux a une paroi très mince, constituée par un épithélium pavimenteux simple doublé de tissu conjonctif ; il contient un liquide appelé endolymphe, et baigne dans un autre liquide, la périlymphe, qui emplit le labyrinthe osseux.

Les canaux semi-circulaires s'ouvrent par leurs deux extrémités dans l'utricule ; de l'utricule et du saccule partent deux fins canaux qui se réunissent pour former

le canal endolymphatique (celui-ci se termine en cul-de-sac sous la dure-mère crânienne) ; le saccule, enfin, communique avec le canal cochléaire (fig. 2).

Les canaux semi-circulaires sont disposés dans trois plans sensiblement perpendiculaires ; l'un de ces canaux, appelé canal horizontal (ou externe, en anatomie humaine) se trouve dans un plan horizontal, chez l'Homme, quand la tête est inclinée de 30° vers l'avant, c'est-à-dire quand le sujet regarde le sol à un mètre, environ, en avant de lui. Les deux autres canaux (canal vertical antérieur — souvent appelé supérieur en anatomie humaine — et canal vertical pos-

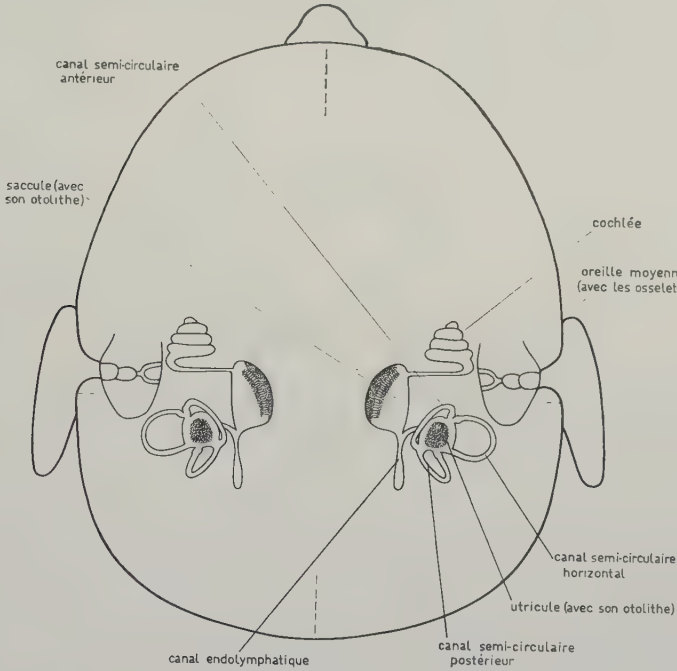


FIG. 3. — Disposition des labyrinthes dans le crâne, chez l'Homme (projection sur un plan horizontal) (d'après QUIX).

térieur) sont alors dans des plans verticaux faisant des angles de 45° avec le plan sagittal et le plan frontal ; chaque canal vertical antérieur est ainsi dans un plan parallèle à celui du canal vertical postérieur de l'autre oreille (fig. 3).

B. — LES RÉCEPTEURS VESTIBULAIRES

Ce sont les macules otolithiques de l'utricule et du saccule, et les crêtes ampullaires des canaux semi-circulaires (fig. 4).

1. LES MACULES OTOLITHIQUES : L'utricule et le saccule possèdent chacun une macule, portion différenciée de l'épithélium du labyrinthe membraneux ; les cellules superficielles d'une macule sont ciliées et les cils sont en contact avec

une masse de fines concrétions calcaires, les otolithes (1) ; pour cette raison, utricule et saccule sont souvent désignés sous le nom d'organes otolithiques. Les macules sont presque planes (fig. 5), la macule sacculaire étant dans un plan vertical, la macule utriculaire dans un plan horizontal.

2. LES CRÊTES SENSORIELLES OU AMPULLAIRES DES CANAUX : Chaque canal semi-circulaire présente à l'une de ses extrémités un renflement appelé ampoule, contenant une crête sensorielle. Les ampoules se trouvent aux extrémités antérieures du canal horizontal et du canal vertical antérieur, à l'extrémité postérieure du canal vertical postérieur. La crête est une sorte de pli transversal de la paroi de l'ampoule (fig. 6) ; son épithélium est formé de hautes cellules ciliées ; les cils sont inclus dans une masse anhiste de consistance gélatineuse, la cupule, qui, plus ou moins fortement rétractée sur les préparations fixées, ferme complètement l'ampoule sur le vivant (STEINHAUSEN, 1927, 1931 ; DOHLMAN, 1938, 1944 ; VILSTRUP, 1950 ; LEDOUX, 1958). WERSÄLL (1956) et ENGSTRÖM (1958) ont étudié au microscope électronique la structure des cils et des cellules ciliées, et les terminaisons nerveuses en contact avec ces cellules.

C. — INNERVATION DES RÉCEPTEURS VESTIBULAIRES

Chacune des crêtes et des macules est innervée par une branche du nerf vestibulaire (fig. 4) ; celui-ci porte un ganglion appelé ganglion de Scarpa. Les neurones du ganglion de Scarpa sont les neurones de 1^{er} ordre des voies vestibulaires ; ils se terminent, d'une part, au contact des cellules ciliées des récepteurs vestibulaires, d'autre part, dans les noyaux vestibulaires du bulbe, où ils s'articulent aux neurones de second ordre des voies vestibulaires. Telle est l'innervation afférente ; mais les récepteurs vestibulaires ont aussi, comme l'organe de Corti, une innervation efférente, dont le rôle n'est pas connu (IRELAND et FARKASHIDY, 1961).

D. — ANATOMIE COMPARÉE DE L'APPAREIL VESTIBULAIRE

Dans ses grandes lignes, l'appareil vestibulaire est assez uniforme chez les Vertébrés (RETZIUS) ; il comprend toujours les deux organes otolithiques, avec leurs macules ayant même orientation que chez les Mammifères, et les trois canaux semi-circulaires, également disposés comme chez les Mammifères ; les macules et les crêtes ont, pour l'essentiel, une structure très constante ; enfin, chez tous les Vertébrés, les ramifications du nerf vestibulaire se répartissent de la même façon entre les divers récepteurs. Cette uniformité anatomique permet de comprendre que l'appareil vestibulaire joue le même rôle, dans l'ensemble, chez les différents Vertébrés. Cependant, le saccule n'a peut-être pas les mêmes

(1) On désigne aussi sous le nom d'*otolithe* l'ensemble des granulations calcaires, entouré par une fine membrane.

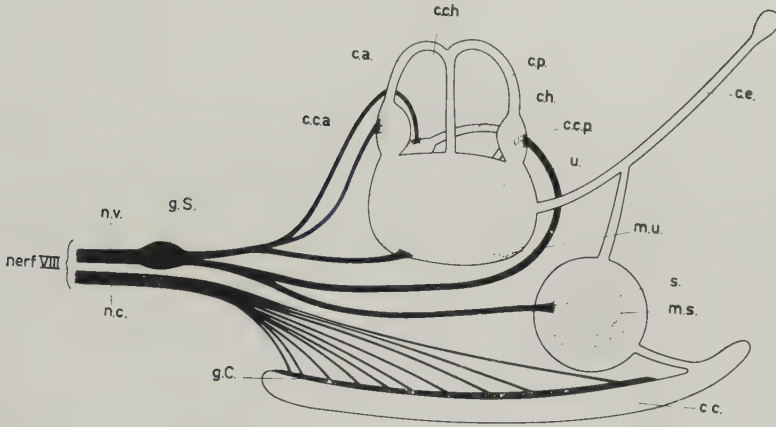


FIG. 4. — Innervation des récepteurs de l'oreille interne (le limaçon est représenté déroulé) Nerf VIII : huitième nerf crânien (nerf auditif) ; n. c. : nerf cochléaire ; n. v. : nerf vestibulaire ; g. C. : ganglion de Corti ; g. S. : ganglion de Scarpa ; c. c. : canal cochléaire ; s. : sacculle ; m. s. : macule sacculaire ; u. : utricle ; m. u. : macule utriculaire ; c. e. : canal endolymphatique ; c. a. : canal semi-circulaire antérieur ; c. c. a. : crête du canal antérieur ; c. p. : canal semi-circulaire postérieur ; c. c. p. : crête du canal postérieur ; c. h. : canal semi-circulaire horizontal ; c. c. h. : crête du canal horizontal.

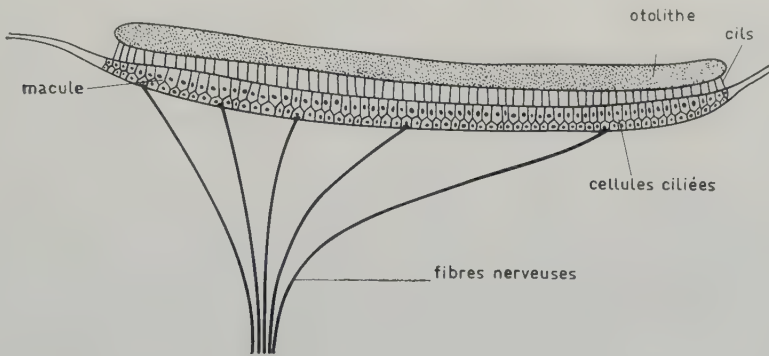


FIG. 5. — Structure d'une macule otolithique.

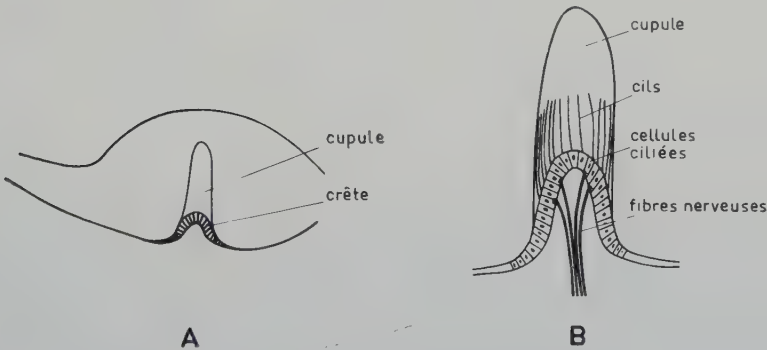


FIG. 6. — A : Ampoule d'un canal semi-circulaire, avec la crête et la cupule (la cupule est figurée rétractée, comme sur les préparations fixées). — B : Structure d'une crête ampullaire.

fonctions chez tous, comme nous l'avons déjà signalé ; par ailleurs, l'appareil vestibulaire des Vertébrés autres que les Mammifères peut posséder, outre les canaux semi-circulaires, l'utricule et le saccule, plusieurs récepteurs dont les fonctions ne sont pas connues (voir, pour la Grenouille, p. 29).

II. — Bref historique des connaissances relatives à la physiologie des canaux semi-circulaires.

DU VERNEY, au XVII^e siècle, et HALLER, au XVIII^e, pensaient que les canaux semi-circulaires appartenaient à l'organe de l'ouïe.

Si, à la fin du XVIII^e siècle et au début du XIX^e, quelques physiologistes ont soupçonné l'existence d'une fonction de l'oreille autre que la fonction auditive (AUTENRIETH, PURKINJE, VENTURI), c'est FLOURENS qui a montré le premier, chez le Pigeon et le Lapin, le rôle des canaux semi-circulaires dans l'équilibration ; ses expériences étaient décrites dans des Mémoires présentés à l'Académie des Sciences en 1824 et 1828, Mémoires que l'on trouve groupés dans les *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux Vertébrés* (2^e éd., 1842).

FLOURENS a constaté que la section d'un canal semi-circulaire, ou de deux canaux situés dans le même plan, provoquait des oscillations de la tête dans ce plan ; en outre, l'animal tournoyait fréquemment d'un côté ou de l'autre, s'il s'agissait des canaux horizontaux, culbutait vers l'avant ou vers l'arrière, s'il s'agissait des canaux verticaux. FLOURENS a noté que l'ouverture d'un canal osseux était sans effet, et que la cause des mouvements devait être dans les canaux membraneux, ou « plutôt dans l'expansion du nerf qui se déploie sur eux » ; il ne donnait pas d'explication aux phénomènes qu'il avait observés.

Les observations de FLOURENS ont été confirmées par CZERMAK, BROWN-SÉQUART, VULPIAN, puis par GOLTZ (1870), qui en proposa le premier une explication ; pour GOLTZ, les canaux semi-circulaires constituaient un appareil sensoriel participant à l'équilibration de la tête et du corps, et les mouvements provoqués par la destruction des canaux étaient dus à la paralysie (c'est-à-dire la suppression) de leur fonction sensorielle.

C'est BREUER qui, peu après (1873), a expliqué la stimulation des canaux semi-circulaires, par le mécanisme suivant : toute rotation de la tête produit un courant d'endolymphe en sens inverse de la rotation ; le courant d'endolymphe déforme les cils qui se dressent dans l'ampoule, et les cils agissent à leur tour sur les terminaisons nerveuses avec lesquelles ils sont en relation. MACH (1875), à la suite d'expériences faites sur des modèles, estimait que ce courant devait être très bref et d'une très faible amplitude.

La théorie des courants d'endolymphe, généralement acceptée, a été désignée sous le nom de théorie de MACH-BREUER. Cette explication du mécanisme de la stimulation des canaux semi-circulaires est toujours admise, mais on sait aujourd'hui qu'un courant d'endolymphe se produit aussi à l'arrêt (ou lors du ralentissement) d'une rotation. Les effets de la stimulation des canaux semi-circulaires

peuvent donc apparaître au début ou à la fin d'une rotation, et il est maintenant établi que l'accélération angulaire est le stimulus adéquat : accélération positive (début de la rotation), ou négative (ralentissement et arrêt) ; l'amplitude des réactions dépend de la valeur de l'accélération, et il y a un seuil, qui est de l'ordre de 1 degré/s (BUYS, 1925 ; BUYS et RIJLANT, 1932 ; MOWRER, 1935 a).

Les réactions dues à la stimulation des canaux semi-circulaires ont été découvertes et définies pendant le dernier quart du XIX^e siècle ; chez les animaux, on observe des déviations de la tête, des secousses céphaliques et des mouvements de manège, des déviations et secousses oculaires ; en clinique humaine, on étudie le nystagmus oculaire et la sensation de rotation.

La connaissance des effets de la stimulation a permis d'aller plus avant dans l'étude de son mécanisme.

EWALD (1892) a montré, chez le Pigeon, qu'en créant un courant d'endolymphe dans un canal semi-circulaire membraneux, par une action mécanique directe, on déterminait la stimulation de ce canal ; l'animal présentait alors les réactions qui résultent normalement de cette stimulation.

MAIER et LION (1921) ont observé les déplacements de l'endolymphe, au cours de la stimulation rotatoire et de la stimulation calorique, sur des labyrinthes de Pigeon et de Poissons, et sur des modèles en verre.

On admettait alors, sans l'appui d'aucune observation, que le courant d'endolymphe agissait en déformant la cupule et les cils ; STEINHAUSEN (1933) a montré, chez le Brochet, qu'un courant d'endolymphe provoqué artificiellement dans un canal membraneux, produisait en effet une inclinaison de la cupule (d'un côté ou de l'autre, selon le sens du courant), et une déviation des yeux.

DOHLMAN (1938, 1944) a répété les observations de STEINHAUSEN, et cinématographié les déplacements de la cupule. Enfin, VILSTRUP (1950) a confirmé ces faits chez le Squale *Acanthias vulgaris* ; il a montré qu'on n'observait pas de déviation des yeux sans inclinaison de la cupule, et que, très probablement, ce déplacement de la cupule était la cause déterminante de la stimulation ; cependant, l'inclinaison de la cupule ne se produit pas (ou, du moins, n'est pas suffisante pour qu'il y ait stimulation) sans un courant d'endolymphe dans le canal correspondant.

L'étude théorique du mouvement de la cupule a été faite par SCHMALTZ (1932), STEINHAUSEN (1933), van EGMOND, GROEN et JONGKEES (1952), GROEN, LÖEWENSTEIN et VENDRIK (1952) ; elle a conduit à considérer le système cupule-endolymphe comme un pendule de torsion amorti plus que critiquement.

Après les expériences de de KLEYN et MAGNUS (1920, 1921, 1922), il put paraître un moment légitime de répartir les fonctions du vestibule entre les crêtes des canaux semi-circulaires et les macules otolithiques : fonctions dynamiques pour les crêtes, fonctions statiques pour les macules (MAGNUS, 1924) ; il s'est avéré depuis que les canaux sont stimulés seulement par les accélérations angulaires, les accélérations rectilignes agissant sur les récepteurs otolithiques (LÖEWENSTEIN, 1950) ; par ailleurs, la réponse aux accélérations angulaires n'est pas

la seule fonction des canaux : ils ont aussi une action permanente, une fonction tonique (HUIZINGA, 1936 ; LÖWENSTEIN, 1937).

Enfin, malgré la réaction décrite par TULLIO (1929), et bien que les ampoules puissent donner naissance à des potentiels microphoniques (van EYCK, 1951), on ne pense plus aujourd'hui que les canaux semi-circulaires jouent un rôle dans l'audition.

III. — Le problème du sens de stimulation des canaux semi-circulaires.

A. — ORIGINE DU PROBLÈME ; LOI D'EWALD

La question de savoir si un canal semi-circulaire peut être stimulé par la rotation dans un seul sens ou dans les deux a été posée dès 1874 par CRUM BROWN ;

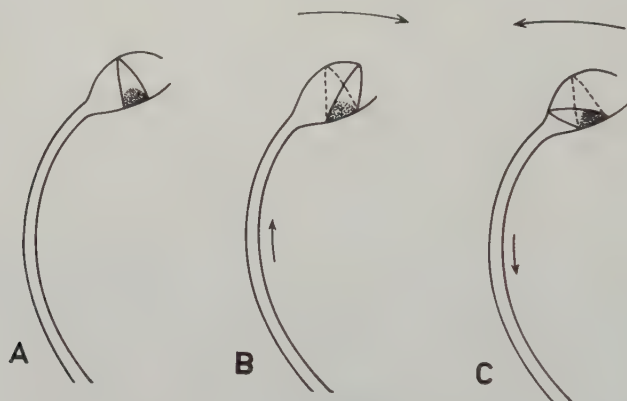


FIG. 7. — Expériences d'EWALD.

A : Canal semi-circulaire au repos.

B : Courant d'endolymphe ampullofuge.

C : Courant d'endolymphe ampullofuge.

Le canal semi-circulaire figuré ici est le canal horizontal gauche ; la flèche placée le long du canal, en B et C, indique le sens du courant d'endolymphe ; la flèche au-dessus du canal indique le sens du déplacement de la tête de l'animal.

celui-ci, adoptant la théorie des courants de liquide dans les canaux, alors toute récente, et raisonnant seulement pour les canaux horizontaux, pensait que chacun d'eux ne pouvait être stimulé que par un sens de rotation ; il fondait son opinion sur une argumentation qui a perdu sa valeur depuis que nous connaissons l'activité électrique du nerf vestibulaire.

EWALD (1892), au moyen du dispositif qu'il appelait le « marteau pneumatique », a pu, dans les canaux semi-circulaires du Pigeon, créer des courants d'endolymphe d'un sens ou de l'autre (fig. 7). Dans un canal horizontal, un courant d'endolymphe dirigé vers l'ampoule produisait régulièrement un mouvement de la tête (vers la droite, si on stimulait le canal horizontal gauche) plus important que le mouvement de la tête (vers la gauche) dû à un courant d'endo-

lymphe de sens inverse. C'était le contraire pour un canal vertical : dans ce cas, le mouvement de tête le plus important était dû à un courant d'endolymphe ampullofuge. EWALD interprétait ces résultats en disant que le courant d'endolymphe dans un sens (ampullopète pour les canaux horizontaux, ampullofuge pour les verticaux) réalisait une excitation du canal, tandis que le courant de sens inverse produisait une inhibition ; il ajoutait que l'effet produit par une excitation était plus important que l'effet produit par une inhibition.

Pour obscure que fût à l'époque cette explication par excitation et inhibition, les résultats d'EWALD eurent un grand retentissement ; ils ont été connus par la suite sous le nom de *loi d'Ewald*, et cette loi est habituellement exprimée sous la forme suivante : « la stimulation d'un canal semi-circulaire est plus vive pour un sens du courant que pour l'autre ; pour un canal horizontal, la stimulation la plus vive est produite par un courant d'endolymphe dirigé vers l'ampoule ; pour un canal vertical, au contraire, la stimulation la plus vive est produite par un courant allant de l'ampoule vers le canal. »

Nous ne savons pas qui a, le premier, accordé aux résultats des expériences d'EWALD une valeur générale que l'auteur ne leur avait pas donnée. Mais la « loi d'EWALD », ainsi établie, a été vivement discutée ; certains auteurs se déclaraient partisans de cette loi, d'autres affirmaient qu'elle n'était pas valable, et il n'y a pas longtemps que des physiologistes et des otologistes faisaient encore état d'expériences pour prendre parti pour ou contre la loi d'EWALD.

Par ailleurs, ces prises de position ont eu lieu dans une certaine confusion, tous les auteurs ne comprenant pas la loi d'EWALD de la même façon ; pour certains, en effet, cette loi exprime la bidirectionnalité des canaux : ils la déclarent vraie si un seul canal produit des réactions dans les deux sens (que ces réactions soient égales ou non), et fausse si un canal ne produit de réactions que dans un sens. D'autres, au contraire, voient dans la loi d'EWALD l'expression d'une dissymétrie dans les réactions produites à partir d'un canal ; ils la tiennent pour vraie si un canal produit des réactions inégales dans un sens et dans l'autre (en particulier, s'il n'y a aucune réaction dans l'un des sens), et pour fausse si les réactions sont égales dans les deux sens.

La confusion tient encore à d'autres raisons. D'une part, les auteurs qui ont étudié le sens de stimulation des canaux semi-circulaires, et ont pris parti pour ou contre la loi d'EWALD, ont utilisé des méthodes diverses, rarement celle d'EWALD ; aussi leurs résultats ne sont-ils, en général, pas directement comparables aux siens. D'autre part, ces auteurs se sont servis d'animaux d'espèces différentes, appartenant à toutes les classes de Vertébrés ; or, si l'appareil vestibulaire dans son ensemble, et les canaux semi-circulaires, en particulier, ont une structure assez constante chez tous les Vertébrés, il existe pourtant des différences de détail ; en outre, les réactions dues à la stimulation des canaux ne dépendent pas seulement des canaux eux-mêmes, mais aussi de l'organisation nerveuse, qui peut présenter des différences notables, surtout chez des Vertébrés n'appartenant pas à la même classe. Il ne faut donc pas s'étonner du fait que les divers auteurs n'ont pas toujours obtenu des résultats concordants. Au-

cun de ces résultats ne peut (non plus que ceux d'EWALD) être érigé en loi générale ; cependant, nous devons maintenant les exposer, en insistant plus particulièrement, d'une part sur ceux qui ont été obtenus chez l'Homme (au moyen des stimulations utilisées en clinique), d'autre part sur ceux qui ont été obtenus chez la Grenouille, animal qui a servi à nos expériences.

B. — LES RECHERCHES SUR LE SENS DE STIMULATION DES CANAUX HORIZONTAUX

1. *Chez l'Homme.* — L'excitabilité des canaux semi-circulaires horizontaux a été étudiée au moyen de la stimulation rotatoire et de la stimulation calorique.

a) *Recherches utilisant la stimulation rotatoire.* — On admet que la rotation stimule électivement les canaux horizontaux si la tête est inclinée de 30° vers l'avant, de façon que ces canaux soient dans un plan horizontal, les autres étant alors dans des plans verticaux. Dans ces conditions, lorsqu'on arrête brusquement le mouvement après une rotation à vitesse uniforme, il se produit des secousses oculaires dont la phase lente est dirigée dans le sens de la rotation, et la phase rapide en sens inverse (nystagmus « battant à droite », si la rotation a eu lieu vers la gauche, et « battant à gauche », dans le cas contraire). Chez un sujet normal, les nystagmus postrotatoires sont équivalents des deux côtés (même durée, même fréquence des secousses).

BARANY, qui a mis au point et codifié l'épreuve rotatoire, a constaté que les sujets unilabyrithiques présentaient aussi du nystagmus après rotation dans les deux sens, mais inégalement : le nystagmus dirigé vers le côté du labyrinthe intact (dû à un courant d'endolymphe ampullopète dans le canal horizontal conservé) l'emporte, par sa durée comme par la fréquence des secousses, sur le nystagmus de sens inverse (BARANY, 1907).

RUTTIN (1914) a remarqué que les nystagmus postrotatoires des unilabyrithiques s'égalisaient progressivement et s'établissaient en général à une valeur moyenne, après quelques mois.

D'après BUYS (1925), cette compensation est très irrégulière ; chez certains malades, l'égalisation est atteinte au bout de 6 mois, tandis que, chez d'autres, elle ne l'est pas après plusieurs années. VAN EGMOND, GROEN et JONGKEES (1949), par la cupulométrie, ont obtenu les mêmes résultats. NIVEN et GRAYBIEL (1953) ont trouvé des sensations d'égale durée dans les deux sens, en soumettant à l'épreuve rotatoire des sujets privés d'un labyrinthe depuis deux ou trois ans.

b) *Recherches utilisant la stimulation calorique.* — Pour appliquer l'épreuve calorique à un canal externe, on incline la tête du sujet de façon à placer ce canal dans un plan vertical, l'ampoule en haut ou en bas, et on irrigue le conduit auditif externe avec de l'eau dont la température est supérieure ou inférieure à celle du corps ; il se produit alors un nystagmus horizontal, preuve d'une stimulation du canal externe. Depuis BARANY, qui a aussi mis au point l'épreuve

calorique, on admet généralement que cette stimulation est due au courant d'endolymphe produit dans le canal par les différences de température ; cette explication n'est pas acceptée par tous les otologistes, mais elle est appuyée par le fait que le sens du nystagmus s'inverse si, en interrogeant la même oreille, on remplace l'eau chaude par de l'eau froide, ou si l'on inverse l'orientation du canal considéré en modifiant convenablement l'inclinaison de la tête (BARANY, 1906).

FITZGERALD et HALLPIKE (1942) ont montré que les réponses étaient à peu près égales dans les deux sens, avec toutefois une légère prépondérance dans l'un des sens, qui n'est pas le même chez tous les sujets ; mais, après destruction de l'un des labyrinthes (CAWTHORNE, FITZGERALD et HALLPIKE, 1942), il s'établit dans tous les cas une forte prépondérance du nystagmus calorique battant vers le côté de l'oreille intacte (c'est-à-dire dû à un courant d'endolymphe ampullopète) ; les durées des nystagmus dans l'un et l'autre sens tendent à s'égaliser au cours des semaines qui suivent l'opération (la moyenne des deux durées restant constamment la même).

Chez un sujet normal, un canal horizontal peut donc donner naissance à des réponses nystagmiques dans les deux sens, et il semble que ces réponses soient sensiblement équivalentes ; sans doute, les deux canaux externes participent-ils également aux réactions perrotatoires et postrotatoires dans les deux sens. La destruction d'un labyrinthe crée une forte dissymétrie dans les réponses du canal externe conservé, avec prépondérance de la stimulation par un courant ampullopète ; cette dissymétrie s'atténue par la suite, probablement par l'effet d'une compensation d'origine centrale, et il est possible que la compensation tende à rétablir ainsi une situation antérieure à la labyrinthectomie, c'est-à-dire à rendre symétriques les réponses produites par le canal considéré.

STAHL (1958), qui a étudié de nombreux sujets en utilisant l'électronystagmographie, pense également qu'un canal horizontal peut donner dans les deux sens des réponses sensiblement équivalentes.

2. Chez les autres Mammifères. — LORENTE DE NÓ (1926), utilisant la stimulation calorique directe des canaux semi-circulaires, chez le Lapin, a constaté que chaque canal pouvait donner naissance à des réactions oculaires dirigées dans les deux sens ; GERNANDT (1952) a observé les effets opposés d'un courant ampullopète et d'un courant ampullofuge sur l'activité des racines ventrales lombaires et sacrées chez le Chat ; l'un et l'autre admettent donc la bidirectionnalité. Mais SZENTAGOTHAÏ (1950) a obtenu, chez le Chat et le Chien, des résultats qui l'ont conduit à une conclusion opposée : pour lui, dans un canal horizontal, un courant ampullopète est seul efficace.

3. Chez les Oiseaux. — Aux travaux d'EWALD, se sont ajoutés ceux de van EYCK, également sur le Pigeon. En s'efforçant de produire une déviation de la cupule par une action mécanique directe sur le canal ou l'ampoule, van EYCK (1951) est amené à conclure, à l'opposé d'EWALD, que seul un courant ampullopète peut déterminer des contractions dans les muscles du cou. En outre,

étudiant par électromyographie le nystagmus céphalique postrotatoire, après destruction d'un labyrinthe (van EYCK, 1953, 1954), il constate que le canal horizontal intact est unidirectionnel dans les jours qui suivent la labyrinthectomie, mais devient bidirectionnel après quelques mois. Il semble cependant que ces expériences, surtout si on les confronte avec les données acquises sur l'Homme, ne permettent pas de décider si un canal horizontal agit de façon unidirectionnelle ou bidirectionnelle lorsque les deux labyrinthes sont intacts. Une expérience de MOWRER (1935 *a*) et une autre de DOHLMAN (1944) plaident plutôt en faveur de la bidirectionnalité.

4. Chez les Reptiles. — Les seules expériences sont celles de TRENDELENBURG et KÜHN (1908), qui ont étudié les réactions rotatoires d'un Lézard, d'une Couleuvre et d'une Tortue après extirpation d'un labyrinthe ; mais, en raison de l'inclinaison de la tête chez les animaux ainsi opérés, on ne peut rien conclure, de ces expériences, sur le fonctionnement des canaux semi-circulaires.

5. Chez les Poissons. — Les recherches sur les Poissons, plus nombreuses, ont utilisé la stimulation d'un canal horizontal, soit par la rotation, après suppression du canal symétrique, soit par action mécanique directe, les deux labyrinthes étant intacts. Dans le premier groupe figurent les expériences de LEE, de MAXWELL et de LÆWENSTEIN, dans le second celles de STEINHAUSEN et de VILSTRUP.

LEE (1894) coupait le nerf d'un canal horizontal chez le Chien de mer (*Galeus canis*) ou la Raie (*Raja erinacea*) ; il concluait à la bidirectionnalité, mais ses résultats ne peuvent être retenus, car il n'a pas tenu compte, semble-t-il, des stimulations rétinienues.

MAXWELL (1923) supprimait un canal horizontal par extirpation de l'ampoule, chez le Chien de mer ; ses expériences le conduisaient à admettre l'unidirectionnalité, opinion opposée à celle de LEE, mais également peu convaincante ; d'une part, en effet, l'extirpation d'une ampoule peut modifier la structure et le fonctionnement d'autres parties de l'appareil vestibulaire ; d'autre part, MAXWELL ne s'est pas préoccupé de la compensation. Or, LÆWENSTEIN (1932, 1937) a précisément montré, chez le Vairon et le Brochet, que la compensation peut faire apparaître, après quelques mois, des réactions dues à des courants ampullofuges dans un canal horizontal.

En créant un courant ampullopète dans un canal horizontal, chez le Brochet, STEINHAUSEN (1933) produisait une inclinaison de la cupule vers l'utricule, et une déviation des yeux vers le côté opposé du corps, suivie de nystagmus ; un courant de sens inverse produisait une inclinaison de la cupule vers le canal, mais pas de réaction oculaire. VILSTRUP (1950) a obtenu les mêmes résultats, par la même méthode, chez *Acanthias vulgaris*. L'un et l'autre pensent, par conséquent, qu'un canal horizontal ne donne de réactions que pour un sens du courant d'endolymphe, et un sens de déviation de la cupule. La confrontation de leurs résultats avec ceux de LÆWENSTEIN fait apparaître, sinon une contradiction, du moins une incertitude : peut-être y a-t-il une différence selon les groupes de Poissons ; peut-être la compensation donne-t-elle naissance à une bidirectionnalité qui

n'existe pas chez l'animal normal. S'il en était ainsi, la différence serait importante entre l'appareil vestibulaire des Poissons et celui de l'Homme.

6. Chez les Amphibiens. — Les seuls Amphibiens étudiés à cet égard ont été des Grenouilles. Les réactions d'une grenouille à la rotation ont maintes fois été décrites, notamment par EWALD ; celui-ci avait également étudié les réactions rotatoires de la Grenouille après destruction d'un labyrinthe, et avait noté que ces réactions pouvaient, selon le sens de la rotation, se produire d'un côté ou de l'autre ; mais la destruction d'un labyrinthe crée chez la Grenouille une forte dissymétrie de posture, et les réactions observées par EWALD ne répondaient certainement pas à la stimulation du canal horizontal (voir p. 52).

McNALLY et TAIT (1925), les premiers, ont réalisé des ablations partielles dans le labyrinthe de la Grenouille (*Rana sylvatica* et *Rana palustris*) ; ils ont montré qu'on pouvait éliminer un canal semi-circulaire sans modifier le fonctionnement des autres récepteurs vestibulaires, en coupant le nerf ampullaire de ce canal, et ils ont appliqué cette méthode, en particulier, à l'étude des réactions rotatoires dues à la stimulation des canaux horizontaux. L'importance de leurs travaux, relativement à nos propres recherches, est telle que nous devons indiquer ici l'essentiel des résultats qu'ils ont obtenus, et l'interprétation qu'ils en ont donnée.

Notons d'abord que la suppression d'un canal horizontal, ou des deux, ne modifie pas la posture de l'animal. Pour étudier les réactions dues à la stimulation des canaux horizontaux, on doit soumettre les grenouilles à des rotations dans le plan horizontal, sans qu'elles soient affectées par la force centrifuge : il suffit, pour cela, de placer l'animal sensiblement sur l'axe, et de ne pas atteindre des vitesses de rotation trop élevées (TAIT et McNALLY, 1925).

Dans ces conditions (McNALLY et TAIT, 1925 ; McNALLY, 1931), lorsqu'on met en route le plateau tournant, une grenouille normale tourne la tête en sens inverse du sens de la rotation, puis se déplace, en tournant également dans le sens inverse de celui de la rotation ; à l'arrêt, elle tourne la tête dans le sens de la rotation, et peut même se mettre à sauter en tournant dans le même sens. Pendant tous ces mouvements, la tête reste bien stable horizontalement, et ne se déplace ni vers le haut, ni vers le bas ; ni ces réactions, ni la posture de la grenouille, ne sont modifiées par la suppression d'un canal vertical ou de plusieurs canaux verticaux, à condition que les canaux horizontaux ne soient pas touchés. En revanche, lorsque les deux canaux horizontaux sont supprimés, l'animal, si la vision n'intervient pas, est insensible à la rotation comme à l'arrêt de la rotation.

Si l'on supprime un seul canal horizontal, la vue étant exclue, les résultats sont les suivants (d'après les mêmes auteurs) :

1^o Rotation vers le côté opéré : pas de réaction ; à l'arrêt : légère réaction ;

2^o Rotation vers le côté intact : réaction normale ; à l'arrêt : pas de réaction.

« En conclusion, disent McNALLY et TAIT, il est clair qu'un canal horizontal est stimulé par la rotation dans son propre plan et dans un seul sens » ; par

ailleurs, « si l'animal voit, les réactions peuvent être très proches des réactions normales, que la grenouille soit privée d'un canal horizontal ou des deux ».

McNALLY et TAIT ont également noté le rôle tonique des canaux horizontaux : une grenouille chez laquelle on a supprimé un canal horizontal peut progresser normalement, mais elle a tendance à tourner en cercle du côté opéré ; une grenouille privée des deux canaux horizontaux a tendance à tourner d'un côté ou de l'autre, chaque fois qu'elle se déplace.

Il faut remarquer que les procédés employés par McNALLY et TAIT, pour empêcher la vue d'intervenir, n'excluent pas toujours avec certitude les stimulations rétinienne, qui peuvent pourtant jouer un rôle très important chez la Grenouille (BIRUKOW, 1937).

Par ailleurs, chez les grenouilles privées d'un canal horizontal, McNALLY et TAIT font mention de réactions qui sont normales ou faibles selon les cas, mais ils n'indiquent pas dans quelles conditions ces réactions sont comparées ; or, l'amplitude d'une réaction dépend de l'intensité de la stimulation ; ainsi, la réaction qui se produit au moment de l'arrêt varie selon la vitesse de rotation ; de plus, BUYS (1924) a montré, chez l'Homme, qu'elle dépendait aussi de la durée de cette rotation.

McNALLY et TAIT, enfin, n'ont pas envisagé la possibilité d'une compensation qui modifierait les réactions déterminées par le canal intact. Pour toutes ces raisons, leur conclusion ne peut pas être acceptée comme définitive.

C. — LES RECHERCHES SUR LE SENS DE STIMULATION DES CANAUX VERTICAUX

Elles ont été beaucoup moins nombreuses que sur les canaux horizontaux. LORENTE DE NÓ (1926), SZENTAGOTHAÏ (1950), VILSTRUP (1950), van EYCK (1951) ont, après EWALD, étudié les canaux verticaux ; chacun d'eux a travaillé sur le même animal et employé la même méthode que pour les canaux horizontaux, et est arrivé aussi à la même conclusion : bidirectionnalité pour LORENTE DE NÓ (chez le Lapin), unidirectionnalité pour SZENTAGOTHAÏ (Chien et Chat), VILSTRUP (*Acanthias vulgaris*) et van EYCK (Pigeon) ; d'après ces trois auteurs, c'est ici le courant ampullofuge qui est efficace, alors que c'était le courant ampullopète pour les canaux horizontaux.

D. — CONCLUSION

La documentation concernant les canaux verticaux est trop réduite pour qu'il soit possible de conclure à leur sujet. En ce qui concerne les canaux horizontaux, le problème du sens de stimulation peut se décomposer en plusieurs questions :

1° Un canal horizontal peut-il donner naissance à des réactions dans les deux sens après suppression de l'autre canal horizontal (soit aussitôt après cette suppression, soit à la suite d'une période de compensation) ?

2° Un canal horizontal a-t-il un fonctionnement bidirectionnel ou unidirectionnel chez un animal dont les deux labyrinthes sont intacts ? En d'autres termes, les deux canaux participent-ils aux réactions dans les deux sens, ou bien chaque canal produit-il seulement les réactions dans l'un des sens ?

3° Dans le cas où l'on admet la bidirectionnalité, l'effet de la stimulation est-il — ou peut-il être — équivalent dans les deux sens ? En d'autres termes, un courant ampullopète et un courant ampullofuge ont-ils — ou peuvent-ils avoir — la même efficacité ?

Pour l'Homme seulement, il est possible aujourd'hui de répondre aux trois questions : un canal horizontal est bidirectionnel, tant en l'absence qu'en la présence du labyrinthe opposé, et l'effet de la stimulation est sensiblement équivalent dans les deux sens.

Chez les autres Vertébrés, Mammifères y compris, les résultats sont trop partiels et trop dispersés, et il n'est pas sans intérêt de constater que la clinique a permis d'atteindre ici des certitudes auxquelles l'expérimentation n'est pas encore parvenue ; souvent, pour une classe de Vertébrés, ou même pour une espèce déterminée, il n'est possible de répondre de façon sûre à aucune des trois questions. Nous allons voir que l'indécision est encore plus grande lorsqu'on rapproche des résultats exposés ci-dessus ceux qui concernent l'activité électrique des canaux semi-circulaires et de leurs nerfs.

IV. — Le message nerveux des canaux semi-circulaires et la polarisation électrique des crêtes ampullaires.

A. — *ACTIVITÉ ÉLECTRIQUE DU NERF ET DES NOYAUX VESTIBULAIRES*

Le premier enregistrement de potentiels d'action d'un nerf vestibulaire (ASHCROFT et HALLPIKE, 1934) se rapportait au nerf du saccule chez la Grenouille ; il montrait que le saccule répondait aux vibrations. MOWRER (1935 *b*) recueillit ensuite sur le nerf vestibulaire d'une Tortue une brève activité électrique répondant à la rotation.

ROSS (1936), recueillant les potentiels d'action du nerf vestibulaire chez la Grenouille, reconnaît l'existence de trois groupes de récepteurs : les uns répondent aux vibrations, d'autres aux changements de position par rapport à la direction de la pesanteur et aux accélérations linéaires dans le plan horizontal, d'autres, enfin, aux accélérations angulaires ; Ross pense que dans le premier groupe doit figurer la macule sacculaire, dans le second groupe la macule utriculaire, enfin il identifie les récepteurs du troisième groupe aux canaux semi-circulaires.

ADRIAN (1943) retrouve, dans les noyaux vestibulaires du Chat, des décharges correspondant à deux types de récepteurs : ceux qui répondent à des effets de

pesanteur et à des accélérations linéaires, et ceux qui répondent à la rotation ; il identifie les premiers aux organes otolithiques, et les autres aux canaux semi-circulaires.

B. — LE CANAL HORIZONTAL ET SON NERF

LÆWENSTEIN et SAND (1936), chez la Roussette, recueillent sur le nerf ampullaire du canal horizontal une activité permanente, accrue par un courant d'endolymphe ampullopète (rotation ipsilatérale, ou arrêt d'une rotation contralatérale) et inhibée par un courant ampullofuge (rotation contralatérale, ou arrêt d'une rotation ipsilatérale). Les mêmes auteurs (LÆWENSTEIN et SAND, 1940 *a*) retrouvent ensuite ces résultats, en recueillant chez la Raie l'activité d'une fibre unique du nerf ampullaire du canal horizontal ; ils constatent, en outre, que le rythme de repos se rétablit au cours d'une rotation à vitesse constante.

LEDoux (1948, 1951, 1956) enregistre également, sur le nerf ampullaire horizontal de la Grenouille (*Rana temporaria*), une activité spontanée, accrue par un courant d'endolymphe ampullopète, inhibée par un courant ampullofuge, tant avec la stimulation calorique qu'avec la stimulation rotatoire.

D'après GERNANDT (1949), il y a, dans le nerf vestibulaire du Chat, trois types d'unités répondant à la rotation ; les plus nombreuses ont une activité de repos et répondent à la stimulation rotatoire ou calorique par un accroissement ou une inhibition de leur activité, selon le sens du courant d'endolymphe : elles ont donc un fonctionnement bidirectionnel, comme le nerf ampullaire des Elasmobranches et de la Grenouille ; quelques fibres répondent de la même façon à la rotation dans les deux sens, par un accroissement ou par une diminution d'activité ; quelques-unes, enfin, n'ont pas d'activité de repos.

Étudiant, également chez le Chat, les unités des noyaux vestibulaires répondant à la rotation, GERNANDT et THULIN (1952) constatent que la plupart d'entre elles ont leur activité accrue par la rotation dans un sens, diminuée par la rotation dans l'autre sens ; un petit nombre, cependant, présentent un accroissement d'activité pour les deux sens de rotation.

La même diversité est trouvée par ECKEL (1954) dans le noyau vestibulaire du Lapin ; la plupart des unités, là encore, répondent de façon inverse à des rotations de sens inverse.

KATSUKI, UCHIYAMA et TOTSUKA (1954) ont pu piquer des microélectrodes dans les cellules ciliées des crêtes ampullaires, dans le labyrinthe de la Carpe ; ces cellules, quand il s'agit du canal horizontal, subissent une dépolarisation sous l'action d'un courant d'endolymphe ampullopète, une hyperpolarisation sous l'action d'un courant ampullofuge. De même, chez le Cobaye (TRINCKNER, 1957), il se produit une dépolarisation à l'intérieur de l'ampoule, quand la cupule est déviée vers l'utricule (courant ampullopète), et une hyperpolarisation, quand la cupule est déviée vers le canal (courant ampullofuge).

C. — LES CANAUX VERTICAUX ET LEURS NERFS

ZOTTERMAN (1943), sur le nerf de l'ampoule postérieure, chez le Brochet et la Lotte (*Lota vulgaris*), n'obtenait de réponse que pour un sens de rotation ; au contraire, LÖEWENSTEIN et SAND (1940 *b*) et LEDOUX (1948) ont trouvé sur les nerfs des canaux verticaux le même mode d'activité bidirectionnel que sur celui du canal horizontal, mais c'est ici le courant ampullofuge qui accroît les décharges, et le courant ampullopète qui les inhibe ; bidirectionnalité aussi, en ce qui concerne les potentiels intérieurs de l'ampoule (TRINCKNER, 1957) et des cellules ciliées (KATSUKI, UCHIYAMA, et TOTSUKA, 1954), avec la même inversion par rapport au canal horizontal : dépolarisation par un courant ampullofuge, hyperpolarisation par un courant ampullopète.

V. — Objet du présent travail ; méthodes utilisées.

Tous les auteurs qui ont étudié à la fois le canal horizontal et les canaux verticaux trouvent entre eux la même différence : un courant d'endolymphe ampullofuge dans un canal vertical a le même effet qu'un courant ampullopète dans un canal horizontal, et un courant ampullopète dans un canal vertical, qu'un courant ampullofuge dans un canal horizontal. Nous ne connaissons pas la raison de cette différence, mais elle doit être considérée comme un fait acquis.

Le nerf ampullaire d'un canal semi-circulaire présente une activité spontanée, accrue par un courant d'endolymphe et une déviation de la cupule dans un sens, inhibée par un courant d'endolymphe et une déviation de la cupule dans l'autre sens ; ce mécanisme bidirectionnel, dont l'existence est reconnue chez certains Mammifères, chez des Elasmobranches, et chez la Grenouille, existe sans doute chez tous les Vertébrés, même si, dans certains cas, toutes les fibres du nerf ampullaire ne fonctionnent pas de la même façon (GERNANDT, 1949). L'activité électrique spontanée rend compte de l'action tonique des canaux, et de la dissymétrie qui apparaît dans la répartition du tonus musculaire après suppression d'un canal horizontal (MAXWELL, 1923 ; McNALLY et TAIT, 1925 ; LÖEWENSTEIN et SAND, 1940 *a*) (fig. 8). Lorsque les deux canaux horizontaux sont fonctionnels, la rotation (ou l'arrêt de la rotation) fait aussi apparaître une dissymétrie dans les décharges qui parviennent aux centres, et le sens de cette dissymétrie détermine le sens des réactions (fig. 9).

Cette activité électrique des nerfs ampullaires peut faire supposer que les deux canaux horizontaux participent en même temps aux réactions dans les deux sens. Il en est probablement ainsi chez l'Homme ; un courant ampullofuge et un courant ampullopète dans le même canal donnent naissance, en effet, à des réactions de sens inverse, plus faibles que si les deux canaux fonctionnent à la fois (RUTTIN ; BUYS, 1925) ; l'augmentation et la diminution de l'activité du nerf sont donc sans doute également efficaces, que l'autre canal soit présent (fig. 10) ou



FIG. 8. — A : Symétrie des décharges de repos parvenant aux centres par les nerfs des deux canaux horizontaux. — B : Dissymétrie due à la suppression d'un canal horizontal.

r : activité de repos des nerfs ampullaires ; o : absence de décharge sur le nerf sectionné.

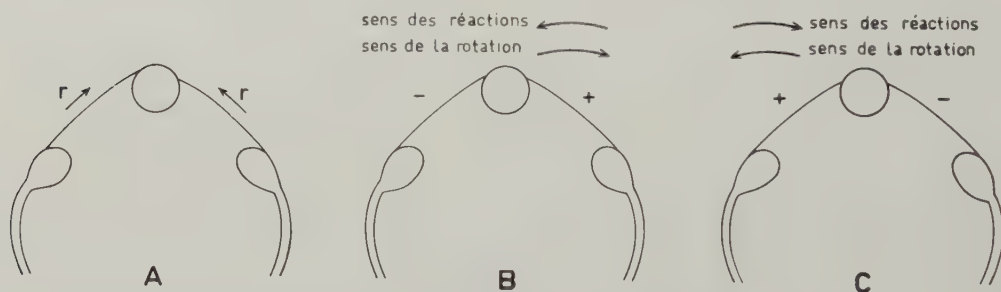


FIG. 9. — Stimulation des canaux horizontaux par la rotation.

A : Absence de stimulation.

B : Rotation dans le sens horaire.

C : Rotation dans le sens antihoraire.

r : activité de repos des nerfs ampullaires ; + : accroissement de l'activité ; — : diminution de l'activité.

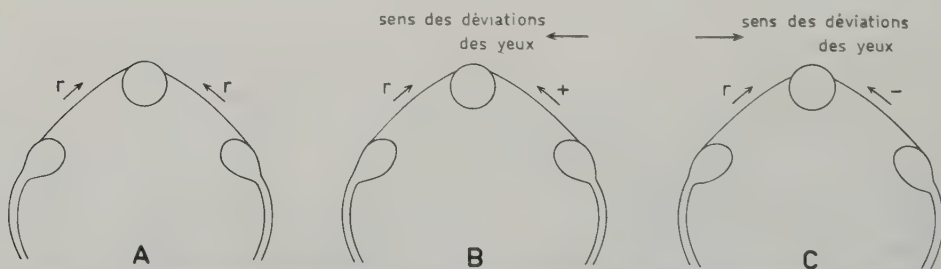


FIG. 10. — Stimulation calorique d'un canal horizontal (l'autre labyrinthe étant intact).

A : Absence de stimulation.

B : Stimulation créant un courant d'endolymphe ampullopete.

C : Stimulation créant un courant d'endolymphe ampullofuge.

La stimulation porte sur le canal horizontal droit ; r : activité de repos des nerfs ampullaires ; + : accroissement de l'activité ; — : diminution de l'activité.

absent, à condition toutefois, dans ce dernier cas, que la compensation ait eu le temps de se réaliser (fig. 11). La bidirectionnalité des réactions s'accorde ici avec la bidirectionnalité de l'activité électrique.

Mais chez les autres Mammifères, chez les autres Vertébrés ? La bidirectionnalité des réactions reste souvent en question, même dans les cas où la bidirectionnalité de l'activité électrique est démontrée ; aussi certains auteurs admettent-ils que les réactions rotatoires qui se produisent dans chaque sens sont dues

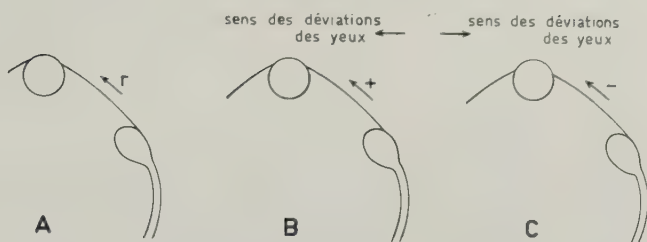


FIG. 11. — Stimulation d'un canal horizontal
(après destruction du labyrinthe opposé, suivie de compensation).

A : Absence de stimulation.

B : Stimulation créant un courant d'endolymphe ampullopète.

C : Stimulation créant un courant d'endolymphe ampullofuge.

La stimulation porte sur le canal horizontal droit, le labyrinthe gauche étant détruit ; r : activité de repos du nerf ampullaire ; + : accroissement de l'activité ; — : diminution de l'activité.

seulement au canal horizontal situé du côté opposé. Chez la Grenouille, par exemple, doit-on penser que l'augmentation de l'activité du nerf est seule capable de donner naissance à des réactions ? Ou bien que l'activité électrique du nerf ampullaire n'est pas la même chez l'animal entier et sur le labyrinthe isolé ? Ou encore qu'un même canal peut produire des réactions dans les deux sens ? Telles sont les questions qui se trouvent à l'origine du présent travail (1).

McNALLY et TAIT, à la suite de leurs expériences (voir p. 19), avaient admis que, chez la Grenouille, un canal horizontal était stimuable seulement par un courant d'endolymphe ampullopète ; mais cette conclusion est sujette à caution, comme nous l'avons déjà dit (p. 20), surtout en raison du fait suivant : la suppression d'un canal horizontal crée un état de dissymétrie tonique qui, si l'on en juge par les effets de la labyrinthectomie chez l'Homme, ne permet pas de connaître les possibilités normales de l'autre canal.

Nous nous sommes efforcé d'éliminer cette dissymétrie de deux façons différentes :

1° en laissant se produire la compensation, après suppression d'un canal horizontal,

2° en empêchant l'un des canaux horizontaux de subir la stimulation rotatoire, tout en conservant son action tonique ; c'est ce qu'avaient fait MOWRER (1935 a), chez le Pigeon, en plombant un canal horizontal, et DOHLMAN (1944), chez le Pigeon également, en immobilisant mécaniquement la cupule. Notre procédé est différent ; il consiste à substituer à l'action tonique du canal horizontal considéré celle du canal vertical antérieur.

Pour comparer correctement les réactions produites, dans un sens et dans l'autre, par la stimulation rotatoire d'un canal horizontal, nous avons dû faire d'abord une étude méthodique des réactions rotatoires chez des grenouilles possédant les deux canaux horizontaux.

Toutes les expériences ont été faites sur des Grenouilles vertes (*Rana esculenta*)

(1) Ce travail a fait l'objet de notes préliminaires publiées de 1948 à 1962.

TECHNIQUES

I. — Élevage et conservation des animaux.

Les grenouilles reçues au Laboratoire, ou fraîchement pêchées, ont toujours été conservées au moins un mois avant d'être opérées ; il y a en effet une mortalité importante (de 20 à 80 p. 100, selon les cas) pendant les premières semaines ; la cause de cette mortalité n'est pas élucidée, mais les animaux qui résistent à cette période probatoire peuvent ensuite être gardés vivants pendant plusieurs mois, parfois quelques années, même lorsqu'on les opère une ou plusieurs fois.

Pour conserver longtemps les grenouilles, il est nécessaire de les nourrir ; nous avons trouvé que le plus simple était de leur donner de la viande hachée ; il suffit d'une bouchée par semaine à chacune pour les maintenir en excellent état.

Changer assez souvent l'eau des bocaux, surtout en été, est la dernière condition d'une conservation prolongée des grenouilles.

II. — Opérations.

A. — *VOIE D'APPROCHE DU LABYRINTHE ET DU NERF VESTIBULAIRE*

I. — ORGANISATION DU LABYRINTHE DE LA GRENOUILLE.

Nous avons été guidé, pour l'étude anatomique, par les descriptions de RETZIUS et ECKER, auxquelles de BURLET (1929) et LEDOUX (1958) ont ajouté quelques précisions.

Le labyrinthe membraneux de la Grenouille comprend 3 canaux semi-circulaires et 3 organes otolithiques : la saccule, l'utricule et la lagena (fig. 12 et 13).

Les canaux semi-circulaires membraneux sont logés dans des canaux à paroi cartilagineuse ; ceux-ci débouchent par leurs deux extrémités dans une cavité à paroi ostéo-cartilagineuse (la capsule labyrinthique) qui contient l'utricule, la saccule, la lagena, les ampoules des canaux semi-circulaires et les nerfs de tous ces récepteurs ; cette cavité est placée sur le côté du crâne, en arrière de la cavité orbitaire, au niveau du bulbe rachidien et du cervelet.

La paroi du labyrinthe membraneux est formée par une couche de tissu conjonctif que recouvre intérieurement un épithélium simple très mince (en dehors des parties différenciées, à fonction sensorielle).

La périlymphe qui entoure le labyrinthe membraneux, et l'endolymphe qui l'emplit, sont des liquides incolores ; la paroi du labyrinthe membraneux est incolore et transparente ; les otolithes, au contraire, sont d'une blancheur éclatante.

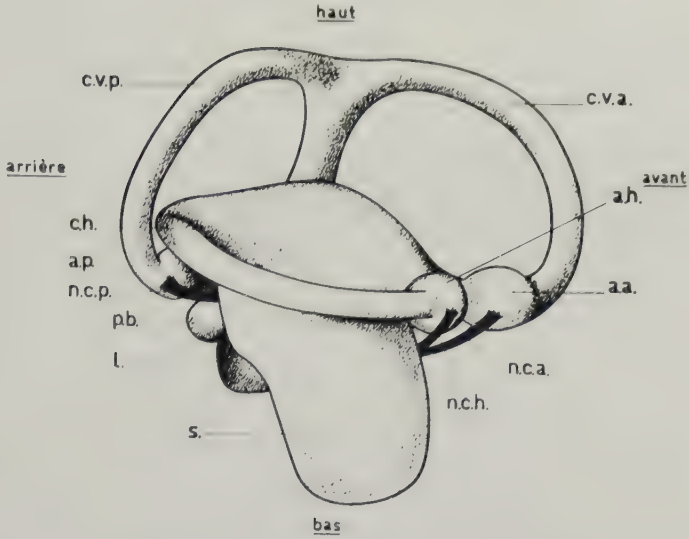


FIG. 12. — Labyrinthe membraneux de la Grenouille, vu par sa face externe.

s. : saccule ; l. : lagena ; p. b. : papilla basilaris ; c. h. : canal horizontal ; a. h. : ampoule du canal horizontal ; n. c. h. : nerf ampullaire du canal horizontal ; c. v. p. : canal vertical postérieur ; a. p. : ampoule du canal vertical postérieur ; n. c. p. : nerf ampullaire du canal vertical postérieur ; c. v. a. : canal vertical antérieur ; a. a. : ampoule du canal vertical antérieur ; n. c. a. : nerf ampullaire du canal vertical antérieur (d'après RETZIUS).

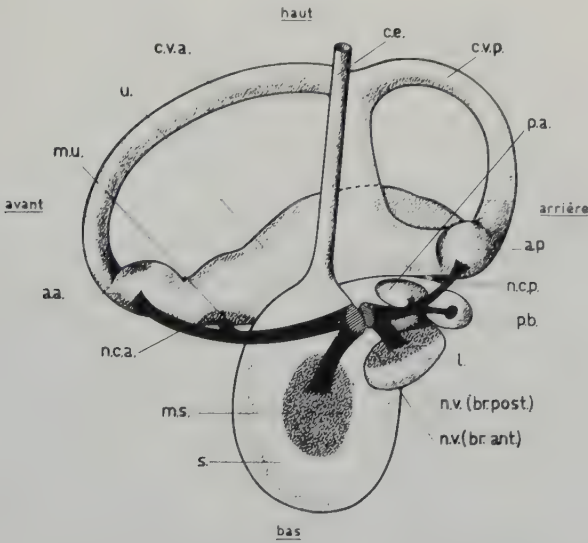


FIG. 13. — Labyrinthe membraneux de la Grenouille, vu par sa face interne.

s. : saccule ; m. s. : macule sacculaire ; l. : lagena ; p. b. : papilla basilaris ; p. a. : papilla amphibiorum ; u. : utricle ; m. u. : macule utriculaire ; c. e. : canal endolymphatique ; c. v. a. : canal vertical antérieur ; a. a. : ampoule du canal vertical antérieur ; n. c. a. : nerf ampullaire du canal vertical antérieur ; c. v. p. : canal vertical postérieur ; a. p. : ampoule du canal vertical postérieur ; n. c. p. : nerf ampullaire du canal vertical postérieur ; n. v. (br. ant.) : branche antérieure du nerf vestibulaire ; n. v. (br. post.) : branche postérieure du nerf vestibulaire (d'après RETZIUS).

L'utricule a une forme allongée d'avant en arrière ; il est horizontal, et placé contre la paroi interne de la capsule labyrinthique ; dans l'utricule, débouchent les autres cavités du labyrinthe membraneux. Le saccule a aussi une forme un peu allongée, mais dans le sens vertical ; le canal endolymphatique part de sa face interne.

Entre le labyrinthe membraneux et la paroi de la capsule labyrinthique se trouve un tissu conjonctif, fin réseau qui maintient en place le labyrinthe membraneux, et dont les mailles sont occupées par la périlymphe ; dans ce filet conjonctif, sont dispersés quelques chromatophores. Ce tissu conjonctif n'est pas uniformément réparti ; on distingue des espaces libres, qui forment un système compliqué de sacs et de canaux périlymphatiques.

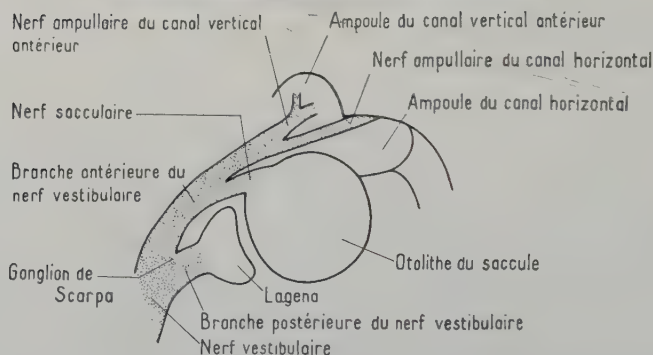
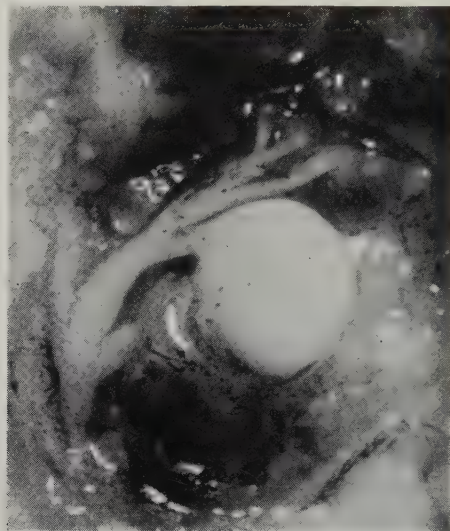


FIG. 14. — Nerf vestibulaire de la Grenouille (labyrinthe gauche, face ventrale ; extrémité antérieure de l'animal vers la partie supérieure de la figure) ($\times 15$).

2. — INNERVATION DU LABYRINTHE.

Le nerf vestibulaire (8^e nerf crânien), avant de pénétrer dans la capsule labyrinthique, se divise en 2 branches, qui se ramifient à leur tour à la face ventrale du labyrinthe (fig. 14). La branche antérieure donne d'abord une première rami-

fication, qui est le nerf sacculaire, puis elle passe à la surface de l'utricule, dont elle innerve la macule, enfin elle se divise en deux rameaux qui innervent respectivement la crête ampullaire du canal semi-circulaire horizontal et celle du canal vertical antérieur (nerf ampullaire du canal horizontal et nerf ampullaire du canal vertical antérieur). La branche postérieure du nerf vestibulaire innerve la lagena et la crête du canal semi-circulaire postérieur, ainsi que deux autres formations de signification énigmatique, mais dont la structure est celle d'organes sensoriels : la *papilla basilaris* et la *papilla amphibiorum* (voir fig. 13).

Le ganglion vestibulaire, ou ganglion de Scarpa, se trouve à l'endroit où se divise le nerf vestibulaire, à la fois sur le tronc commun et sur les deux branches.

3. — OUVERTURE DE LA CAPSULE LABYRINTHIQUE.

Notre technique opératoire est inspirée de celle de McNALLY et TAIT (1925, 1933). On anesthésie la grenouille, en la plaçant quelques minutes sous une cloche avec un tampon imbibé d'éther ; l'anesthésie est suffisante quand les muscles releveurs de la mâchoire ont perdu leur tonus, et elle dure une heure, environ.



FIG. 15. — Grenouille mise en place pour une opération sur le labyrinthe.

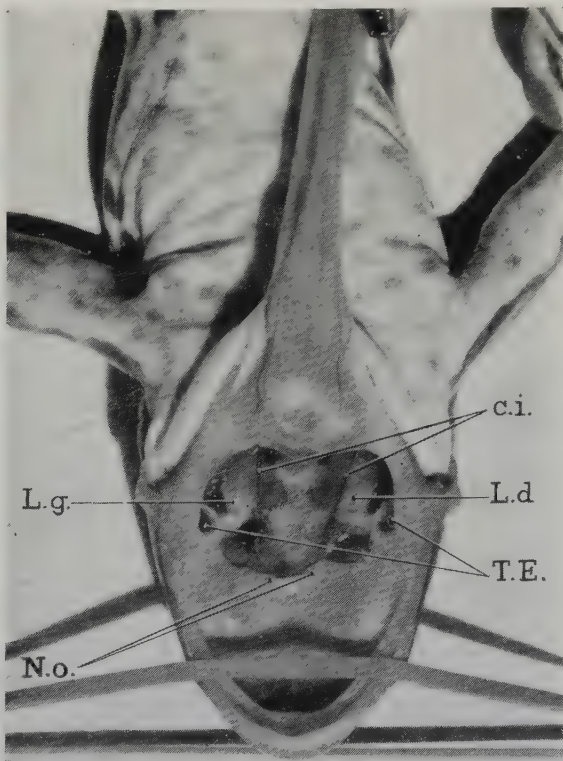


FIG. 16. — Plafond de la bouche, muqueuse découpée.

c. i. : carotides internes ; T. E. : trompes d'Eustache ; L. g. : emplacement du labyrinthe gauche ; L. d. : emplacement du labyrinthe droit ; N. o. : emplacements des nerfs optiques.

On place l'animal sur le dos, la mâchoire inférieure rabattue et maintenue au moyen d'une pince qui retient la langue (fig. 15) ; on découpe ensuite la muqueuse du plafond de la bouche, de façon à faire apparaître la base du crâne (fig. 16) ; de chaque côté, le saccule est souvent un peu visible par transparence, grâce à la blancheur de son otolithe, entre la carotide et la trompe d'Eustache ; il peut ainsi, le cas échéant, servir de point de repère. Pour parvenir à l'oreille interne, on perfore, avec une fraise, la paroi osseuse de la capsule labyrinthique, puis on découpe la couche de cartilage qui la revêt intérieurement ; on découvre alors le labyrinthe membraneux et le nerf vestibulaire, baignés par la périlymphe. Ce travail préparatoire et les opérations qui suivent se font sous loupe binoculaire (grossissement : $\times 10$).

B. — ÉLIMINATION FONCTIONNELLE D'UN CANAL SEMI-CIRCULAIRE

1. — DISPOSITION DES CANAUX SEMI-CIRCULAIRES. CRÊTES ET NERFS AMPULLAIRES.

Les 6 canaux semi-circulaires ont la même disposition chez la Grenouille (fig. 17) que dans tous les groupes de Vertébrés (exception faite des Agnathes, bien entendu).

L'ampoule du canal horizontal et celle du canal vertical antérieur débouchent l'une à côté de l'autre dans l'utricule (fig. 18). La crête de l'ampoule horizontale est verticale, celle de l'ampoule antérieure est horizontale ; aussi, sur une coupe horizontale du labyrinthe, la première est-elle coupée transversalement, tandis que la seconde apparaît sur toute sa longueur (fig. 19). Les crêtes sont peu élevées, et leurs deux faces sont sensiblement symétriques ; leur épithélium est stratifié, et les cellules superficielles de cet épithélium sont ciliées. Les cupules sont toujours très rétractées sur les préparations fixées ; parfois, même, elles n'apparaissent pas ; mais, sur le vivant, la cupule traverse entièrement l'ampoule (LEDoux, 1958).

Chacun des nerfs ampullaires se divise en plusieurs filets, qui s'étalent en éventail à la surface de l'ampoule correspondante ; de ces filets, partent les fibres qui pénètrent dans la crête sur toute sa longueur (fig. 20).

2. — SECTION DU NERF AMPULLAIRE D'UN CANAL SEMI-CIRCULAIRE.

Pour effectuer une labyrinthectomie complète, on coupe les deux branches du nerf vestibulaire à leur entrée dans la capsule labyrinthique, ou bien on extirpe totalement le labyrinthe membraneux. Mais la disposition du nerf vestibulaire, ramifié à la face ventrale du labyrinthe, permet, comme l'ont montré McNALLY et TAIT (1925), d'éliminer (1) séparément chacun des récepteurs vestibulaires, sans porter atteinte à l'intégrité des autres.

(1) Il s'agit ici, et dans la suite de notre travail, d'éliminer ou de supprimer *fonctionnellement* un canal semi-circulaire.

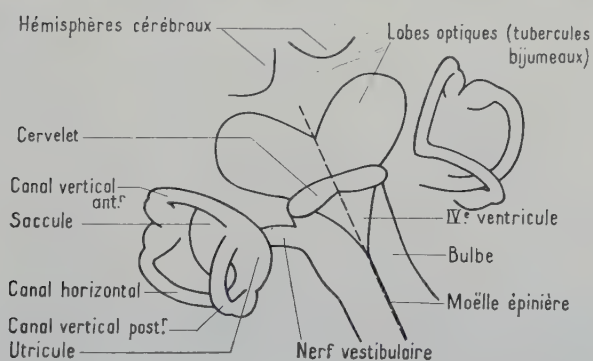


FIG. 17. — Disposition des canaux semi-circulaires dans la tête de la Grenouille.

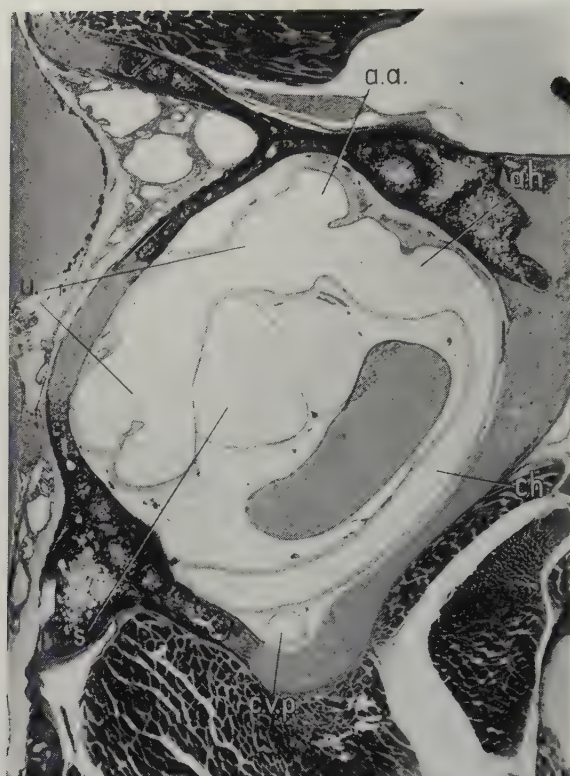


FIG. 18. — Coupe dans le labyrinthe de la Grenouille (oreille droite, coupe horizontale).
u. : utricule ; s. : saccule ; c. h. : canal horizontal ; a. h. : ampoule du canal horizontal ;
a. a. : ampoule du canal vertical antérieur ; c. v. p. : canal vertical postérieur ($\times 17$).

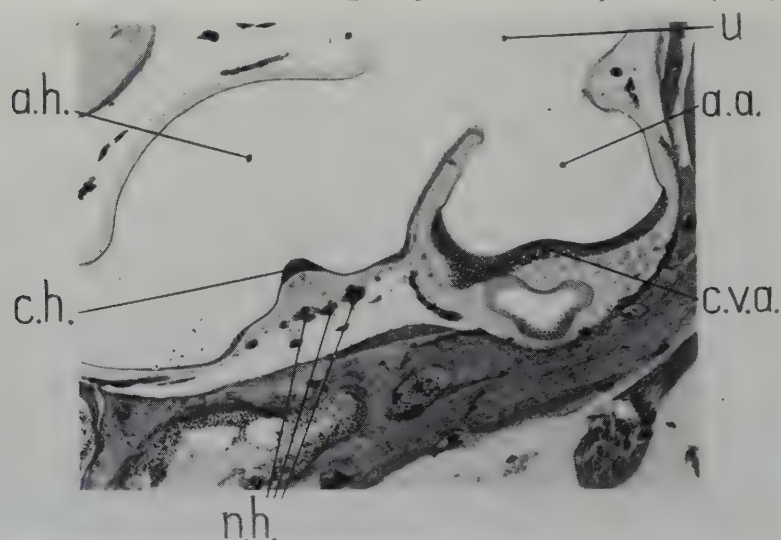


FIG. 19. — Crêtes ampullaires du canal horizontal et du canal vertical antérieur
(coupe horizontale, orientation inverse de la figure précédente).
u. : utricule ; a. h. : ampoule du canal horizontal ; c. h. : crête ampillaire du canal horizontal ;
n. h. : filets nerveux du nerf ampillaire du canal horizontal ; a. a. : ampoule du canal verti-
cal antérieur ; c. v. a. : crête ampillaire du canal vertical antérieur ($\times 45$).

Pour éliminer un canal semi-circulaire, on coupe son nerf ampullaire, au moyen d'un petit crochet affûté dans sa concavité (fig. 21). Le nerf ainsi coupé régénère souvent sa partie périphérique et rétablit de cette façon l'innervation de la crête ; afin d'éviter cette réinnervation, il faut couper les filets du nerf ampullaire tout à fait à leur extrémité, là où les fibres pénètrent dans la paroi de l'ampoule, et replier le nerf afin d'éloigner les fibres, le plus possible, de la crête ampullaire ; il est plus sûr encore de cautériser légèrement l'ampoule, à l'endroit de la crête, au moyen d'un fin cautère d'ophtalmologie.

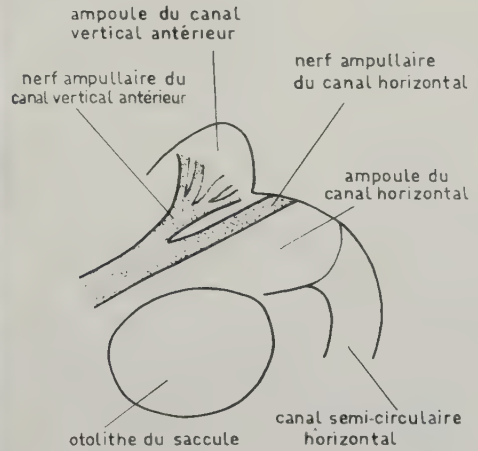
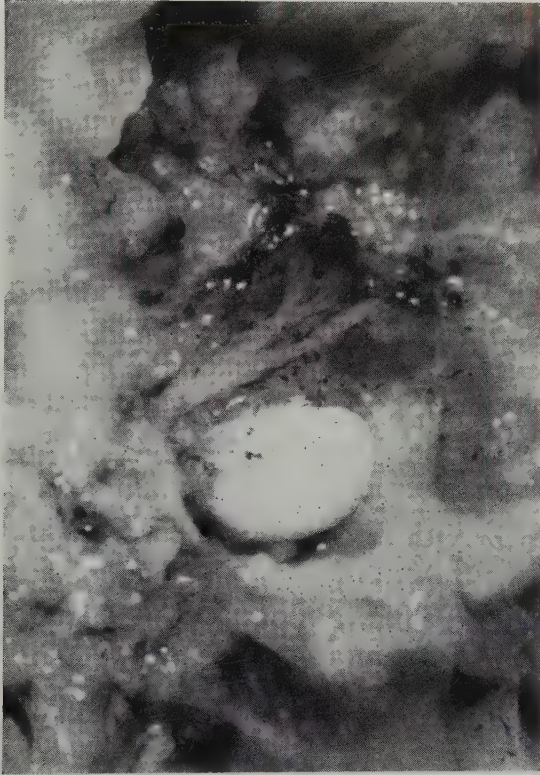


FIG. 20. — Nerfs ampullaires du canal horizontal et du canal vertical antérieur (labyrinthe gauche, face ventrale ; même orientation que sur la fig. 14, p. 28) ($\times 15$).

Si ces opérations sont faites correctement, l'élimination d'un canal peut être réalisée de façon définitive, sans que soient modifiées les fonctions des autres parties du labyrinthe ; en particulier, la suppression d'un canal ou de plusieurs canaux, dans une oreille ou dans les deux, ne fait jamais apparaître de position forcée, alors qu'une lésion, même minime, de l'utricule, en produit une aussitôt. Les mouvements de l'animal, au contraire, sont perturbés de façon caractéristique lorsqu'on supprime un canal, ou plusieurs canaux, et il est facile de savoir quel est le canal manquant, ou quels sont les canaux manquants (Mc NALLY et TAIT, 1931).

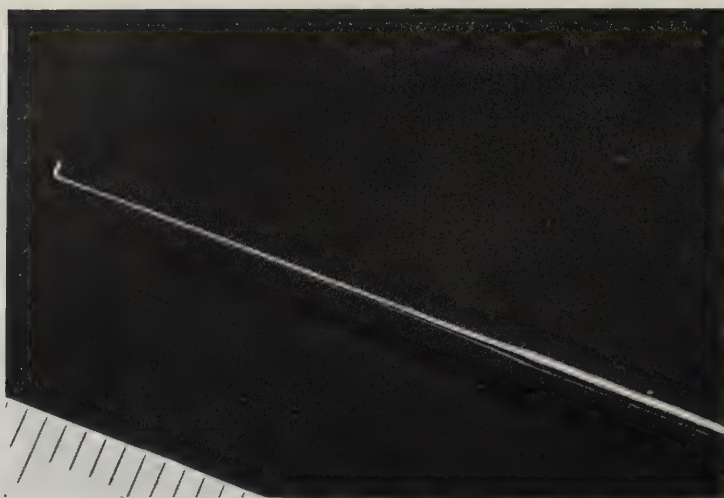


FIG. 21. — Crochet utilisé pour couper les nerfs ampullaires.
Règle graduée en millimètres.

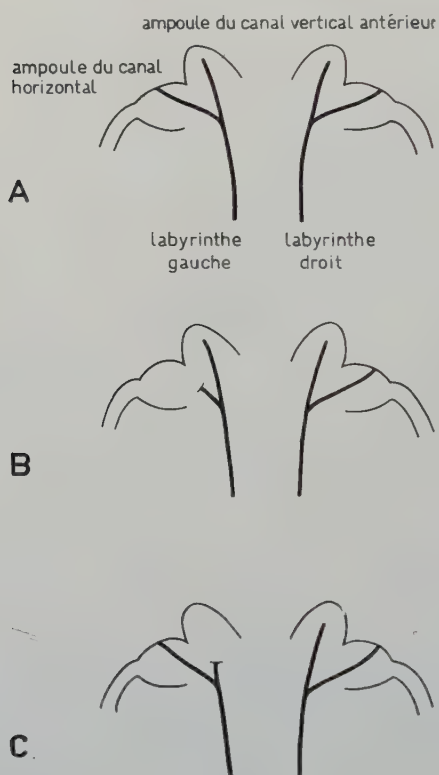


FIG. 22. — Schématisation des interventions portant sur l'innervation
des canaux horizontaux et verticaux antérieurs.

- A : Innervation normale de ces canaux.
B : Suppression du canal horizontal gauche.
C : Suppression du canal vertical antérieur gauche.

C. — SECTION DES NERFS OPTIQUES

Pour étudier les canaux horizontaux, il est nécessaire de supprimer la vision, ce que nous faisons en coupant les nerfs optiques ; il suffit, pour cela, d'écarter les masses musculaires de part et d'autre du crâne (voir fig. 16) ; on voit alors très bien les nerfs optiques, et il est facile de les couper ; pour empêcher leur régénération, qui se produit très facilement chez les Amphibiens (SPERRY, 1942), nous en enlevons toujours plusieurs millimètres, et les fibres du nerf optique, en repoussant, se perdent dans la masse du muscle rétracteur de l'œil.

D. — SCHÉMATISATION DES INTERVENTIONS PORTANT SUR LES NERFS DES CANAUX SEMI-CIRCULAIRES

Nos expériences ont porté sur les canaux semi-circulaires horizontaux et verticaux antérieurs : suppression de l'un de ces canaux, ou de plusieurs d'entre eux, dans l'une des oreilles ou dans les deux. Une schématisation, dont le principe est indiqué sur la figure 22, sera utilisée dans la suite de cet exposé, pour représenter les modifications ainsi apportées à la constitution de l'appareil vestibulaire.

III. — Stimulation des canaux semi-circulaires horizontaux. Épreuves rotatoires.

A. — DESCRIPTION DE L'APPAREIL UTILISÉ

Pour étudier le fonctionnement des canaux horizontaux, la rotation doit se faire autour d'un axe vertical, l'animal reposant sur un plateau horizontal ; dans ces conditions, en effet, les canaux horizontaux sont seuls stimulés.

L'appareil que nous utilisons (fig. 23) est constitué par un plateau circulaire en plexiglass, de 24 cm de diamètre, tournant autour d'un axe vertical passant par son centre. La rotation doit pouvoir se faire dans les deux sens, à une vitesse uniforme, pendant une ou plusieurs minutes, et la gamme de vitesses doit être assez étendue. Pour cela, la plateau est entraîné par un moteur à courant continu, dont on peut inverser le sens de rotation en inversant le sens du courant ; il s'agit d'un moteur Birotax, des Établissements Brion, Leroux et Cie ; ce moteur peut tourner à toutes les vitesses, jusqu'à 3.000 tours/minute ; utilisé avec un réducteur au $\frac{1}{150}$, il donne une vitesse maximum de 20 tours/minute, convenant parfaitement pour les épreuves rotatoires à effectuer. Cette vitesse est obtenue sous une tension de 90 volts, mais le moteur peut être alimenté sous des tensions plus faibles, et la vitesse de rotation est proportionnelle à la tension.

Pour avoir une vitesse constante, il faut une tension très stable ; la faible consommation du moteur (environ 1 milliampère) permet de l'alimenter au moyen d'une pile ; nous utilisons une pile de 90 volts, constituée par 60 éléments de 1,5

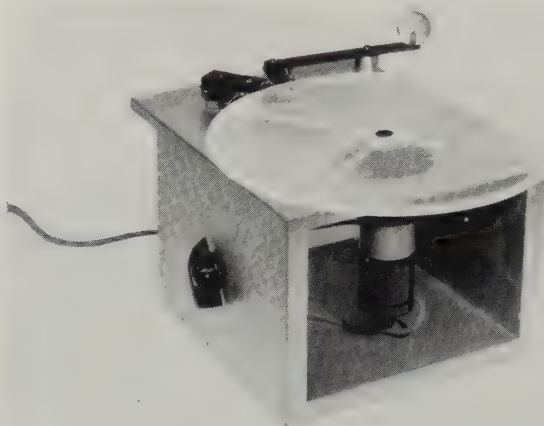


FIG. 23. — Appareil utilisé pour la stimulation rotatoire.

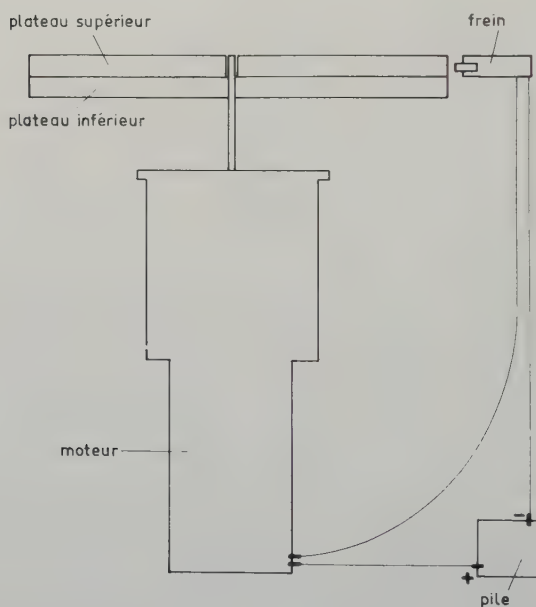


FIG. 24. — Dispositifs d'entraînement et de freinage du plateau tournant.

volt ; les tensions plus faibles, servant à réduire la vitesse de rotation, sont obtenues en n'utilisant qu'une partie des éléments ; la vitesse peut aussi être réglée par un potentiomètre.

Il est nécessaire de pouvoir arrêter brusquement la rotation, sans cependant

produire de choc, qui, en ébranlant le plateau, introduirait une autre cause de stimulation ; ce résultat est obtenu par l'emploi de deux plateaux superposés : le plateau inférieur est solidaire de l'arbre du moteur ; le plateau supérieur (lui-



FIG. 25. — Notation des réactions rotatoires : 1^o absence de réactions.

A : Grenouille ayant une attitude symétrique.

B : Grenouille incurvée.



FIG. 26. — Notation des réactions rotatoires : 2^o la grenouille, ayant préalablement une attitude symétrique, s'incurve vers la gauche.

A : Incurvation faible.

B : Incurvation moyenne.

C : Incurvation forte.

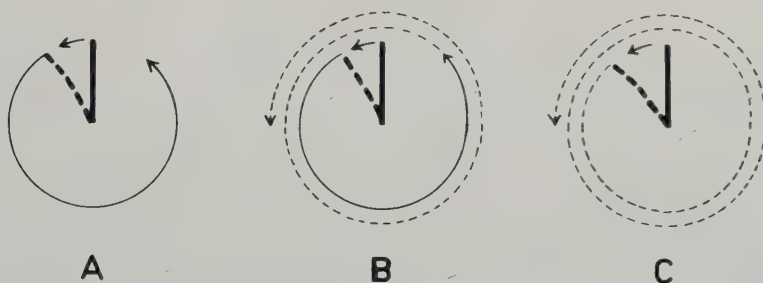


FIG. 27. — Notation des réactions rotatoires : 3^o la grenouille s'incurve vers la gauche, puis se met à tourner dans le même sens.

A : La grenouille exécute un ou plusieurs tours, puis s'immobilise, et reprend enfin une attitude symétrique.

B : Elle exécute rapidement un ou plusieurs tours, puis continue à présenter des réactions pendant toute la durée de la rotation (déplacement discontinu et secousses horizontales de la tête).

C : Dès le début, et pendant toute la durée de la rotation, déplacement discontinu et secousses horizontales de la tête.

même portant la grenouille) repose sur le premier, qui l'entraîne dans sa rotation, mais il peut tourner librement autour de l'axe (fig. 24). Un frein à patin de caoutchouc peut appuyer sur le bord du plateau supérieur ; le déplacement du frein coupe en même temps le circuit d'alimentation du moteur, ce qui supprime le couple d'entraînement. L'expérience montre que la rotation peut ainsi être arrêtée

brusquement, de façon pratiquement identique dans toute la gamme des vitesses utilisées, et sans qu'il se produise de stimulation autre que celle des canaux horizontaux.

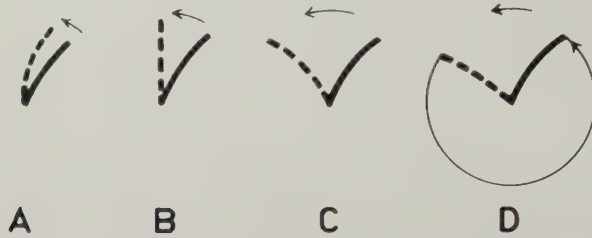


FIG. 28. — Notation des réactions rotatoires : 4^e la grenouille, préalablement incurvée vers la droite, réagit à la stimulation (réaction se produisant vers la gauche).

A : Diminution de l'incurvation.

B : Retour à une attitude symétrique.

C : Incurvation en sens inverse.

D : Incurvation en sens inverse, suivie d'un mouvement de manège ; la grenouille s'immobilise ensuite, et reprend enfin une attitude symétrique.

B. — NOTATION DES RÉSULTATS DES ÉPREUVES ROTATOIRES

Pour comparer aisément les résultats des épreuves rotatoires, il est utile d'adopter un système de notation qui permette de représenter conventionnellement les comportements des animaux soumis à ces épreuves. Examinons brièvement ici les divers comportements possibles, et la façon dont nous les représenterons.

Dans certains cas, l'animal, qu'il ait une attitude symétrique ou qu'il soit incurvé, ne répond pas à la stimulation (fig. 25) ; lorsqu'elle réagit, la grenouille, si elle a préalablement une attitude symétrique, peut s'incurver d'un côté (fig. 26), ou s'incurver et se mettre ensuite à tourner dans le même sens (fig. 27) ; enfin, si elle est déjà incurvée au moment où se produit la stimulation, il peut arriver qu'elle modifie seulement son incurvation, ou qu'elle exécute ensuite un mouvement de manège (fig. 28).

Sur les figures 26, 27 et 28, on n'a représenté que des réactions dirigées vers la gauche de la grenouille ; les réactions dirigées vers la droite seraient naturellement représentées par des schémas symétriques de ceux-là.

RÉSULTATS

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DES RÉACTIONS ROTATOIRES DE LA GRENOUILLE LORSQUE L'APPAREIL VESTIBULAIRE EST INTACT

A. ROLES RESPECTIFS DES STIMULATIONS VESTIBULAIRES ET DES STIMULATIONS RÉTINIENNES

1. — Étude de grenouilles dont l'appareil vestibulaire est intact.

a) GRENOUILLES NORMALES : Une grenouille normale saute et nage en ligne droite, ou suivant une ligne irrégulière ; les changements d'orientation, au cours des déplacements, se produisent indifféremment d'un côté ou de l'autre, et l'animal n'exécute jamais de mouvement de manège.

Quant aux réactions rotatoires (fig. 29), il faut compléter ici les observations, déjà citées, de McNALLY et TAIT. Une grenouille, placée sur un plateau horizontal et soumise à un mouvement de rotation autour d'un axe vertical, s'incurve d'abord en sens inverse de celui de la rotation ; elle se met ensuite à sauter, en tournant également en sens inverse de la rotation du plateau. Lorsque le mouvement est devenu uniforme, l'animal continue en général à se déplacer, mais plus lentement et de façon moins continue ; quelquefois, au contraire, les déplacements cessent bientôt, et on n'observe plus qu'une incurvation du corps, et des secousses de la tête dans le plan horizontal ; mais, dans tous les cas, les réactions durent aussi longtemps que la rotation.

Lorsqu'on arrête le mouvement de rotation, soit brusquement, soit en le ralentissant progressivement, la grenouille s'immobilise, puis elle tourne lentement la tête dans le sens de la rotation ; parfois, elle se met à sauter, en tournant dans le même sens, mais elle s'arrête bientôt, incurvée dans le sens de la rotation ; enfin, une ou deux minutes plus tard, elle reprend une attitude symétrique.

Les réactions qui se produisent à l'arrêt sont plus ou moins marquées, selon la vitesse et la durée de la rotation, et selon les conditions dans lesquelles le mouvement prend fin (arrêt brusque ou ralentissement progressif).

Au cours de la rotation, ainsi qu'à l'arrêt, les mouvements de la tête et du corps peuvent être accompagnés de déplacements des globes oculaires (déviation dans le plan horizontal, nystagmus) ; nous n'avons pas étudié systématiquement les réactions oculaires, d'ailleurs inconstantes et difficiles à observer.

b) **GRENOUILLES AVEUGLES** : La section des nerfs optiques ne produit de changement ni dans la posture ni dans la façon dont se déplace une grenouille, mais elle modifie les réactions rotatoires.

Au début de la rotation, une grenouille aveugle se comporte comme une grenouille normale ; mais, lorsque la vitesse est devenue uniforme, elle cesse bientôt de se déplacer, tout en restant incurvée du côté opposé à celui vers lequel a lieu la rotation ; enfin, une ou deux minutes plus tard, elle reprend une attitude symétrique, qu'elle conserve aussi longtemps que dure le mouvement. Les réactions, chez l'animal aveugle, prennent donc fin pendant la rotation à vitesse constante. A l'arrêt, après avoir tourné la tête dans le sens de la rotation, la grenouille

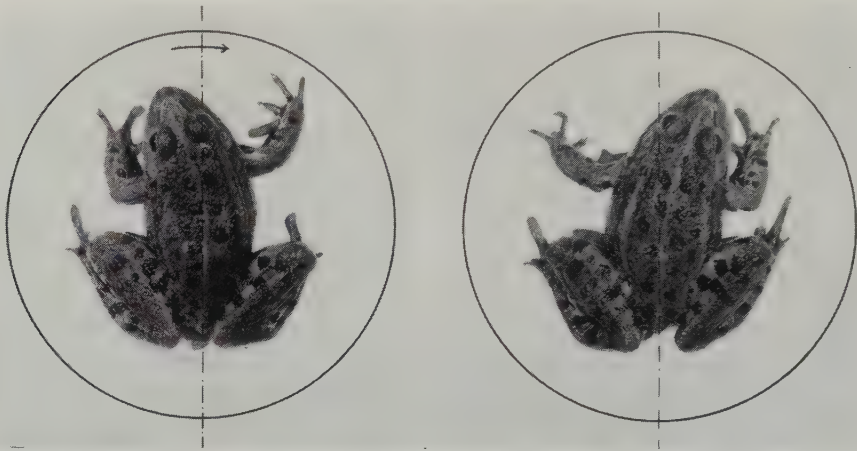


FIG. 29. — Réactions rotatoires. *A gauche* : début de la rotation (rotation dans le sens de la flèche) ; *à droite* : arrêt de la rotation.
En points et tirets : axe du corps au repos.

aveugle exécute en général un ou plusieurs tours dans ce sens ; toutes choses égales par ailleurs (vitesse et décélération), cette réaction est plus vive et plus prolongée que chez une grenouille normale.

2. — Étude de grenouilles privées des deux canaux semi-circulaires horizontaux.

La suppression bilatérale des canaux semi-circulaires horizontaux ne modifie pas la posture, mais la grenouille ne se déplace presque plus jamais en ligne droite ; soit qu'elle saute, soit qu'elle nage, elle décrit des cercles en tournant d'un côté ou de l'autre ; parfois, elle change brusquement de sens au cours d'un mouvement. Par ailleurs, les réactions rotatoires sont profondément modifiées ; on n'observe pas de différences, ni pour ces réactions, ni pour l'ensemble du comportement, selon que les canaux sont supprimés depuis plus ou moins longtemps (par exemple quelques jours, quelques semaines, ou plusieurs mois).

a) **GRENOUILLES NON AVEUGLES** : au début d'une rotation, l'animal s'incurve, puis, en général, se met à sauter, en tournant dans le sens inverse de celui de la rotation du plateau ; pendant toute la durée de cette rotation, on observe des secousses horizontales de la tête, ou un déplacement lent et intermittent, qui présentent le caractère saccadé du nystagmus optocinétique (BIRUKOW, 1937). Au moment où cesse le mouvement du plateau, la grenouille s'immobilise, et reste, en général, incurvée dans le même sens que pendant la rotation ; jamais elle ne tourne la tête de l'autre côté.

b) **GRENOUILLES AVEUGLES** : une grenouille aveugle et privée des deux canaux semi-circulaires horizontaux est insensible à la rotation autour d'un axe vertical : il ne se produit de réaction ni au début, ni à l'arrêt du mouvement.

3. — Conclusions.

Les réactions que l'on vient de décrire sont résumées sur la figure 30, qui fait ressortir plusieurs faits importants. Tout d'abord, une grenouille non aveugle réagit pendant toute la durée de la rotation à vitesse uniforme, que les canaux semi-circulaires horizontaux soient supprimés ou non ; au contraire, une grenouille

	I	II
A		
B		
C		
D		

FIG. 30. — Réactions rotatoires : rôles des stimulations vestibulaires et des stimulations rétinienes.

Colonne I : réactions au début et au cours de la rotation ; col. II : réactions à l'arrêt de la rotation. (Rotation dans le sens horaire.)

Ligne A : grenouille normale ; B : grenouille aveugle ; C : grenouille privée des deux canaux semi-circulaires horizontaux, non aveugle ; D : grenouille privée des deux canaux semi-circulaires horizontaux, et aveugle.

aveugle (mais possédant les canaux horizontaux) ne réagit qu'au début de la rotation. C'est dire que le stimulus efficace, qui, nous l'avons dit, est l'accélération angulaire pour les canaux semi-circulaires, est, par contre, la rotation elle-même pour les stimulations rétinienne. A l'arrêt, une grenouille réagit moins fortement si elle voit que si elle est aveugle ; les stimulations rétinienne semblent alors inhiber les réactions d'origine vestibulaire.

Les mêmes observations ont été faites chez l'Homme (OHM, 1926 ; MOWRER, 1937) et les Poissons (LÆWENSTEIN, 1932). Elles obligent, pour étudier les réactions rotatoires d'origine vestibulaire, à éliminer les stimulations rétinienne ; c'est pourquoi toutes les expériences qui suivent ont été faites sur des grenouilles aveugles (par section des nerfs optiques) ; dans ces conditions, toutes les réactions dues à la rotation autour d'un axe vertical correspondent à la stimulation des canaux semi-circulaires horizontaux.

B. — RÉACTIONS ROTATOIRES D'UNE GRENOUILLE AVEUGLE DONT L'APPAREIL VESTIBULAIRE EST INTACT

I. — Conditions d'étude de ces réactions.

Nous avons étudié et comparé les réactions perrotatoires (réactions qui se produisent au début et au cours de la rotation) et postrotatoires (réactions qui se produisent lorsqu'on arrête brusquement le mouvement) en employant plusieurs vitesses de rotation. La valeur de l'accélération angulaire (qui, rappelons-le, est le stimulus adéquat pour les canaux semi-circulaires) dépend de la vitesse de rotation finalement atteinte, ainsi que du temps mis pour l'atteindre ; mais, avec le plateau tournant utilisé ici, le départ est brusque, et la vitesse uniforme est atteinte en un temps qui, à très peu près, est le même pour toutes les vitesses (une fraction de seconde) ; l'accélération au départ est donc sensiblement proportionnelle à la vitesse uniforme finalement atteinte, aussi les valeurs de la vitesse peuvent-elles servir à représenter les valeurs plus ou moins grandes de l'accélération.

D'après ce qui vient d'être dit, les réactions perrotatoires seront d'autant plus marquées que l'on donnera au plateau une plus grande vitesse de rotation ; mais, étant donné que le plateau tourne, il est difficile de comparer ces réactions, et même de bien observer la position de la grenouille. Au contraire, les réactions postrotatoires peuvent être plus aisément appréciées, le plateau étant immobile, et elles apparaissent toujours nettement, même lorsque leur amplitude est très faible ; elles seules permettent donc, notamment pour les faibles vitesses de rotation, des observations sûres et des comparaisons correctes. Le stimulus est alors la décélération ; mais, ici encore, la durée de la période de décélération, d'ailleurs très brève, ne varie pas sensiblement avec la vitesse initiale de rotation, de sorte que la décélération peut être considérée comme proportionnelle à la vitesse à laquelle tournait le plateau avant le freinage.

L'amplitude des réactions postrotatoires dépend de l'impulsion qui est donnée à la cupule au cours du freinage ; cette amplitude varie donc selon la décélération, ou encore, d'après ce qui vient d'être dit, selon la vitesse de rotation du plateau avant le freinage ; c'est là une notion familière aux cliniciens, notion sur laquelle est fondée la méthode d'exploration fonctionnelle du vestibule appelée cupulométrie (van EGMOND, 1957).

Nous avons effectué systématiquement observations et comparaisons pour les vitesses de 120, 35, 13, 6 et 3 degrés/s. Dans ces conditions, la force centrifuge n'intervient pas (TAIT et McNALLY, 1925 ; GERNANDT, 1950) ; avec ces vitesses, d'ailleurs, on n'observe aucune réaction chez des grenouilles privées des deux canaux horizontaux. Cependant, par surcroît de précaution, nous plaçons toujours l'animal, au début du mouvement, de façon que sa tête soit sur l'axe de rotation, mais nous avons vérifié maintes fois que les réactions postrotatoires sont les mêmes lorsque, au moment de l'arrêt, la grenouille est plus ou moins éloignée de l'axe.

Avant le début d'une rotation, il est nécessaire de laisser l'animal immobile sur le plateau pendant une demi-minute ou une minute ; en effet, pour que la comparaison des réactions perrotatoires ait une valeur, l'appareil vestibulaire doit être au repos lorsque le mouvement commence. Quant aux réactions postrotatoires, les cliniciens savent qu'elles dépendent de la durée de la rotation (BUYS, 1924) ; en particulier, elles sont différentes selon que l'on arrête le plateau pendant les réactions perrotatoires ou lorsque celles-ci sont complètement terminées. Pour chacune des vitesses de rotation, nous avons examiné les réactions postrotatoires dans l'un et l'autre cas : d'une part, en arrêtant le plateau 5 secondes après le début de la rotation uniforme, alors que les réactions perrotatoires sont en plein développement ; d'autre part, en l'arrêtant lorsque l'appareil vestibulaire est revenu au repos, tous les effets de la stimulation perrotatoire étant épuisés. Compte tenu des observations de BUYS (1924), de LEDOUX (1951), et de nos propres observations sur les réactions perrotatoires inverses (p. 45), on peut admettre que l'appareil vestibulaire est revenu au repos après environ 2 minutes et demie de rotation à vitesse uniforme, si la vitesse est de 120 degrés/s, et une demi-minute, avec les autres vitesses que nous avons utilisées ; pour avoir une certaine marge de sécurité, nous avons examiné les réactions postrotatoires après 3 minutes de rotation uniforme, à la vitesse de 120 degrés/s, et après une minute, aux autres vitesses (1). Il est nécessaire que l'animal demeure en place pendant la durée de la rotation à vitesse uniforme ; nous avons dû éliminer tous les essais au cours desquels la grenouille n'avait pas satisfait à cette condition.

Nous allons maintenant décrire le comportement moyen des animaux au cours des épreuves rotatoires ; bien entendu, des écarts peuvent se produire selon les individus et, pour un même animal, selon le moment.

(1) Les réactions postrotatoires examinées dans ces conditions sont souvent désignées, dans la suite, par l'expression : réactions postrotatoires après une rotation de longue durée.

2. — Description des réactions.

La description qui suit se rapporte à une rotation de *sens horaire* ; elle est aussi valable pour une rotation de sens antihoraire, à condition seulement d'invertir les mots *droite* et *gauche*.

Vitesse : 120 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

1. Réactions perrotatoires normales (ou directes) (fig. 31) :

Au début de la rotation, la grenouille s'incurve vers la gauche, puis se met à sauter, et tourne pendant 10 à 20 secondes en sens inverse de la rotation du pla-

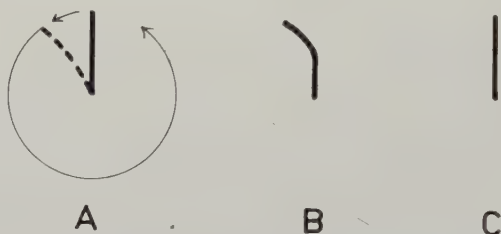


FIG. 31. — Réactions perrotatoires directes (sans phase inverse). (Rotation dans le sens horaire).

A : déplacement en sens inverse du sens de la rotation.

B : incurvation en sens inverse de celui de la rotation.

C : retour à une posture symétrique.

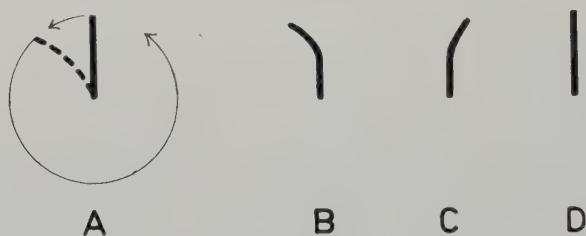


FIG. 32. — Réactions perrotatoires avec phase inverse. (Rotation dans le sens horaire).

A : déplacement en sens inverse du sens de la rotation.

B : incurvation en sens inverse de celui de la rotation.

C : incurvation dans le sens de la rotation.

D : retour à une posture symétrique.

teau (fig. 31, A) ; elle s'immobilise ensuite, en restant incurvée vers la gauche (fig. 31, B) ; en général, elle reprend une position symétrique au bout d'une ou deux minutes (fig. 31, C), en faisant un mouvement brusque, souvent un petit saut. Il arrive parfois que l'incurvation dure beaucoup plus longtemps (jusqu'à 5 ou 6 minutes) ; cependant, à partir de 45 secondes de rotation, environ, on

peut toujours provoquer le mouvement brusque qui met fin à l'incurvation du corps, en touchant seulement la grenouille. Celle-ci, une fois revenue à une position symétrique, la conserve aussi longtemps que dure la rotation uniforme.

2. Réactions perrotatoires inverses (fig. 32).

Le phénomène des réactions perrotatoires inverses est connu chez l'Homme, sous forme de nystagmus (Buxs, 1924), mais n'avait jamais été signalé chez la Grenouille jusqu'ici ; il ne constitue d'ailleurs pas la règle, et nous ne l'avons trouvé que chez certains de nos animaux ; en voici la description : vers la 40^e seconde de rotation, la tête, jusqu'alors fortement déviée à gauche (fig. 32, B), reprend lentement une position symétrique, puis va au delà, et l'animal s'incurve vers la droite, c'est-à-dire dans le sens de la rotation (fig. 32, C) ; cette incurvation augmente lentement, sans jamais devenir très forte ; elle est maximale environ une minute après le début de la rotation, puis elle décroît, pour disparaître une minute plus tard : la posture de la grenouille est alors symétrique (fig. 32, D). L'incurvation inverse reste toujours plus faible que celle de la réaction directe, et l'animal ne se met jamais à tourner dans le sens de la rotation.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille s'immobilise, et ramène la tête dans le plan de symétrie ; souvent, même, la tête dépasse cette position, et l'animal s'incurve légèrement vers la droite.

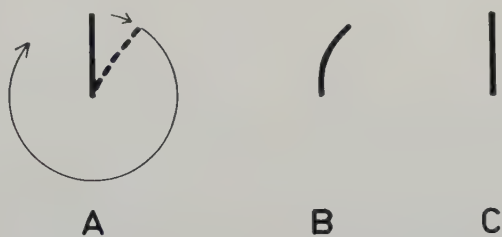


FIG. 33. — Réactions postrotatoires directes (sans phase inverse). (Rotation dans le sens horaire).

A : déplacement dans le sens de la rotation.

B : incurvation dans le sens de la rotation.

C : retour à une posture symétrique.

2^o *Arrêt après 3 minutes de rotation* (fig. 33) : la grenouille s'incurve fortement vers la droite, puis exécute un mouvement de manège (un ou plusieurs tours) dans le sens horaire, qui était celui de la rotation (fig. 33, A) ; elle s'arrête ensuite, et reste incurvée vers la droite (fig. 33, B) ; l'incurvation dure une ou plusieurs minutes, puis, par un mouvement brusque, l'animal reprend une attitude symétrique (fig. 33, C) ; on peut provoquer le retour à la posture symétrique en touchant la grenouille 45 secondes, au moins, après l'arrêt de la rotation.

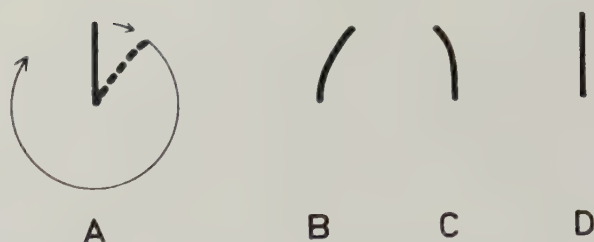


FIG. 34. — Réactions postrotatoires avec phase inverse. (Rotation dans le sens horaire).

A : déplacement dans le sens de la rotation.

B : incurvation dans le sens de la rotation.

C : incurvation en sens inverse de celui de la rotation.

D : retour à une posture symétrique.

BUYS (1924) a observé chez l'Homme l'existence d'un nystagmus postrotatoire inverse ; cependant, nous avons rarement rencontré chez la Grenouille une incurvation postrotatoire inverse, et elle était toujours plus faible que l'incurvation perrotatoire inverse (fig. 34).

Vitesse : 35 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Au début de la rotation, la grenouille s'incurve assez fortement vers la gauche ; parfois, elle se déplace un peu en tournant dans ce sens (une fraction de tour) ; elle reprend brusquement une attitude symétrique après une minute ou deux de rotation, mais on peut toujours provoquer le retour à la posture symétrique, en touchant l'animal après une trentaine de secondes de rotation. Nous n'avons jamais observé d'incurvation perrotatoire inverse avec cette vitesse de rotation ni avec des vitesses plus faibles.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille ramène la tête vers la droite, et s'incurve de ce côté.

2^o *Arrêt après une minute de rotation* : la grenouille s'incurve vers la droite, et parfois se déplace un peu en tournant dans ce sens (une fraction de tour).

Vitesse : 13 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Au début de la rotation, la grenouille s'incurve vers la gauche, sans se déplacer ; elle reprend son attitude symétrique, en général, après une demi-minute ou une minute de rotation.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille ramène la tête dans le plan de symétrie, ou s'incurve légèrement vers la droite.

2^o *Arrêt après une minute de rotation* : la grenouille s'incurve vers la droite, sans jamais se déplacer.

Vitesse : 6 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

La grenouille s'incurve légèrement vers la gauche, et son incurvation dure peu de temps.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

Lorsqu'on arrête le plateau, après 5 secondes aussi bien qu'après une minute de rotation, la grenouille déplace un peu la tête vers la droite, et s'incurve légèrement dans ce sens.

Vitesse : 3 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Il ne se produit pas de réactions perrotatoires perceptibles.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

Il n'y a, en général, de réactions postrotatoires ni après 5 secondes, ni après une minute de rotation ; certaines grenouilles font cependant un très petit mouvement de tête, à peine perceptible, vers la droite.

En résumé (fig. 35 et 36) :

1^o les réactions perrotatoires et postrotatoires sont égales et symétriques, à condition que la rotation commence et cesse de façon également brusque, et à un moment où l'appareil vestibulaire est au repos ;

2^o les deux sens de rotation sont équivalents et donnent naissance à des réactions égales, mais de sens inverse ;

3^o l'amplitude des réactions diminue avec la vitesse de rotation, et les réactions, encore perceptibles pour tous les animaux si la vitesse est de 6 degrés/s, ne le sont plus, en général, avec une vitesse de 3 degrés/s ;

4^o les réactions postrotatoires sont plus faibles si l'on arrête la rotation au cours des réactions perrotatoires, que si on l'arrête lorsque l'appareil vestibulaire est revenu au repos.

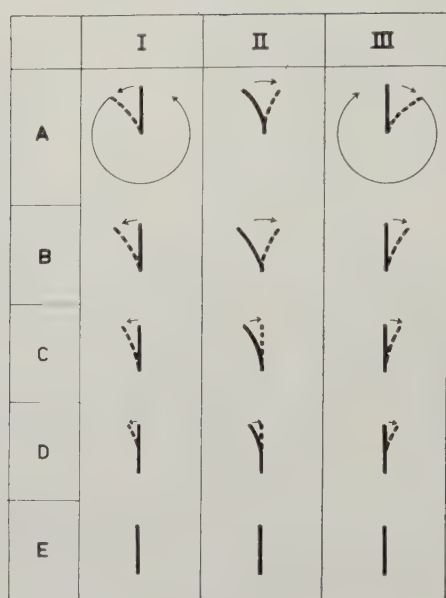


FIG. 35.

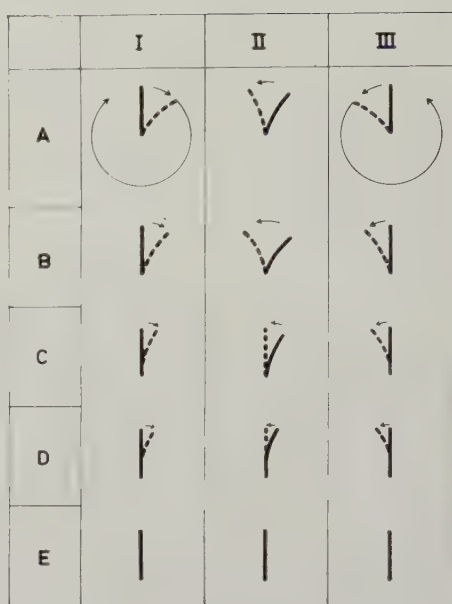


FIG. 36.

FIG. 35. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle. (Rotation dans le sens horaire).
Colonne I : réactions perrotatoires ; col. II : réactions postrotatoires, après 5 secondes de rotation ; col. III : réactions postrotatoires, après une rotation de longue durée.
Vitesse de rotation : ligne A, $120^\circ/\text{s}$; B, $35^\circ/\text{s}$; C, $13^\circ/\text{s}$; D, $6^\circ/\text{s}$; E, $3^\circ/\text{s}$.

FIG. 36. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle. (Rotation dans le sens antihoraire).
Même légende que fig. 35.

3. — Observations complémentaires.

1° Une grenouille n'a pas plus de tendance à tourner d'un côté que de l'autre ; si, par exemple, on la soumet à un mouvement de rotation dirigé alternativement dans un sens et dans l'autre, l'accélération et la durée étant sensiblement les mêmes dans les deux sens, elle ne se déplace pas sur le plateau ; elle se contente, chaque fois que le mouvement s'inverse, de tourner la tête dans le sens opposé à celui de la rotation (fig. 37).

2° D'après ce que nous avons dit ci-dessus (4°, p. 47), les réactions postrotatoires dirigées d'un côté sont contrariées par l'existence, au moment de l'arrêt, d'un état de stimulation qui tend à donner des réactions vers l'autre côté. Au contraire, la répétition des stimulations dans le même sens peut amplifier notablement la réaction, si elle n'est pas contrariée par la réaction de sens inverse. Par exemple, si l'on fait tourner le plateau dans le sens horaire, avec une accélération assez faible pour que la réaction perrotatoire soit nulle ou peu importante, une réaction se produira à l'arrêt : simple mouvement de tête vers la droite, si la vitesse atteinte est alors de 10 à 20 degrés par seconde ; mais, en répétant l'épreuve plusieurs fois, la rotation recommençant tout de suite après chaque arrêt, on verra

la réaction postrotatoire s'amplifier, comme si les effets des stimulations s'ajoutaient, et, finalement, la grenouille effectuera plusieurs tours vers la droite, au lieu d'un simple mouvement de tête (fig. 38).

3° Il faut enfin signaler un fait qui n'apparaît pas sur les figures (fig. 35 et 36) : les réactions sont toujours amplifiées lorsque l'animal se déplace au moment de réagir, que ce soit au début ou à l'arrêt de la rotation ; ainsi, avec une stimulation qui ne produit habituellement qu'une faible incurvation du corps, si la grenouille

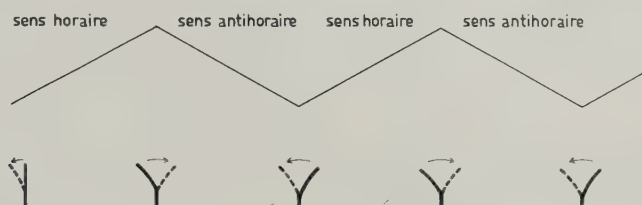


FIG. 37. — Comportement d'une grenouille aveugle soumise à un mouvement de rotation dirigé alternativement dans un sens et dans l'autre.

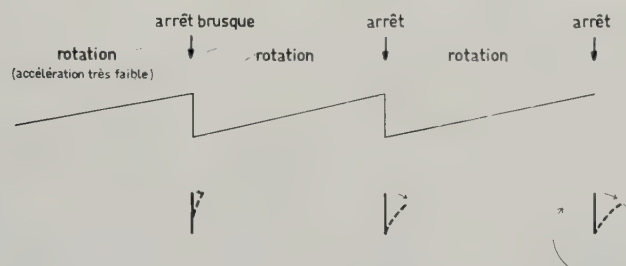


FIG. 38. — Amplification de la réaction par répétition de la stimulation, en l'absence de stimulations de sens inverse. (Rotation dans le sens horaire.)

saute au moment de la réaction, elle retombe en général fortement incurvée. Or, une incurvation du corps provient d'une différence de tonus entre les muscles latéro-fléchisseurs d'un côté et de l'autre, et cette différence de tonus résulte elle-même de la stimulation des canaux semi-circulaires horizontaux ; les effets de la stimulation des canaux sont donc amplifiés, lorsque l'animal effectue un mouvement spontané au moment où se produit cette stimulation.

4. — Discussion.

Les observations que nous avons pu faire sur les réactions rotatoires de la Grenouille sont en accord avec ce que l'on sait sur la stimulation des canaux semi-circulaires chez l'Homme ; nous avons notamment pu constater qu'il existait un seuil, dont la valeur est comprise, dans nos expériences, entre les accélérations correspondant aux vitesses de 6 degrés/s et 3 degrés/s.

Par ailleurs, nos observations viennent recouper celles de Ledoux sur l'activité électrique des nerfs ampullaires des canaux horizontaux chez la Grenouille ; en particulier, l'incurvation perrotatoire ou postrotatoire inverse dépend certainement de la phase inverse décrite par LEDOUX (1951) dans cette activité électrique. Lorsque la stimulation n'est pas assez forte, LEDOUX ne trouve pas de phase inverse, et nous n'observons jamais d'incurvation inverse de l'animal.

CHAPITRE II

RÉACTIONS ROTATOIRES DE LA GRENOUILLE APRÈS SUPPRESSION D'UN LABYRINTHE OU D'UN CANAL SEMI-CIRCULAIRE HORIZONTAL

A. — SUPPRESSION D'UN LABYRINTHE

1. — Les effets de la suppression d'un labyrinthe, au lendemain de l'opération.

a) POSTURE ET MOUVEMENTS FORCÉS.

La suppression d'un labyrinthe (ou labyrinthectomie), soit par destruction du labyrinthe, soit par section du nerf vestibulaire (CAUSSÉ et GRIBENSKI, 1948), donne à une grenouille une attitude très dissymétrique (fig. 39) ; le corps présente une forte torsion, et la tête est penchée, ainsi que le tronc, vers le côté opéré ; les pattes du côté opéré sont fléchies, la patte antérieure du côté opposé est en extension, parfois aussi la patte postérieure. L'animal présente également des mouvements forcés : mouvement de manège vers le côté opéré, roulement sur l'axe longitudinal, dans le même sens. Au cours des déplacements, le comportement de la grenouille est très dissymétrique : lorsqu'elle saute, elle retombe sur le flanc, du côté opéré, ou même elle se retourne complètement et retombe sur le dos ; dans ce cas, elle continue de tourner dans le même sens, pour se retrouver avec le dos vers le haut, mais cette chute et ce rétablissement déclenchent souvent des mouvements prolongés de roulement sur l'axe.

b) RÉACTIONS ROTATOIRES.

EWALD (1892) avait remarqué qu'une grenouille unilabyrinthique, soumise à une rotation dans le plan horizontal, présentait des réactions au début et à la fin de cette rotation, et cela dans les deux sens ; mais les réactions étaient plus faibles que celles d'une grenouille normale : il n'y avait pas de mouvements du corps, mais seulement des mouvements de la tête, dirigés, au départ, en sens inverse de la rotation, et, à l'arrêt, dans le sens de la rotation. EWALD en concluait qu'un labyrinthe suffisait à produire des réactions dans les deux sens, et que les deux labyrinthes participaient à toutes les réactions rotatoires ; il voyait là, semble-t-il, une confirmation de ce qu'il avait observé sur les canaux semi-circulaires du Pi-

geon ; cependant, plus prudent que certains de ceux qui, par la suite, ont fait état de ses expériences, il n'attribuait pas explicitement les réactions rotatoires d'une grenouille unilabyrinthique au canal horizontal du labyrinthe conservé.

Dans notre travail, nous avons repris ces observations, en nous efforçant de les compléter. Considérons une grenouille dont le labyrinthe gauche a été détruit, et dont la tête est par conséquent fortement inclinée à gauche. Au début d'une rotation vers la droite (sens horaire), on observe une extension dorsale de la tête, ce qui relève le museau ; à l'arrêt de la rotation, il se produit une flexion ventrale



FIG. 39. — Posture d'une grenouille après destruction du labyrinthe gauche (sans compensation).

de la tête, ce qui abaisse le museau (fig. 40) ; si la rotation a lieu vers la gauche (sens antihoraire), le sens des mouvements est inversé. Ces mouvements de flexion et d'extension de la tête sont dirigés vers la droite et vers la gauche (pour un observateur placé au-dessus du plateau), en raison de l'inclinaison de la tête ; mais ils ne sont pas dus à la stimulation du canal horizontal du labyrinthe droit, car ils sont conservés après section du nerf ampullaire de ce canal ; d'ailleurs, les déplacements de la tête dus à la stimulation des canaux horizontaux se font dans le plan de la tête et non dans le plan sagittal, comme c'est le cas ici. Le canal horizontal droit, au cours de ces expériences, se trouve dans un plan très oblique, c'est pourquoi il n'est habituellement pas stimulé, ou, du moins, il l'est trop faiblement pour produire des réactions ; cependant, sa stimulation est parfois efficace,

mais dans un sens seulement : il arrive que le relèvement du museau soit accompagné ou suivi d'un très petit déplacement de la tête vers la gauche, lui-même suivi en général d'un mouvement de manège de la grenouille (plusieurs tours rapides vers la gauche) ; l'abaissement du museau, au contraire, n'est jamais accompagné d'un mouvement de tête vers la droite.

La rotation d'une grenouille unilabyrinthique autour d'un axe vertical agit donc sur des récepteurs qui ne sont pas stimulés dans la rotation d'une grenouille normale ; ces récepteurs sont sans doute les canaux semi-circulaires verticaux du labyrinthe conservé. En effet, les mouvements de flexion et d'extension de la tête dus à la rotation ou à l'arrêt de la rotation sont supprimés par la section des nerfs ampullaires de ces canaux.

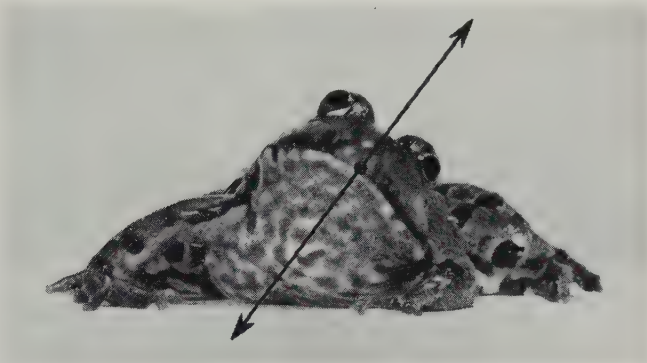


FIG. 40. — Réactions rotatoires après destruction du labyrinthe gauche (sans compensation).
Les flèches indiquent les déplacements de la tête.

2. — La compensation ; les réactions rotatoires après compensation.

a) LA COMPENSATION.

La dissymétrie de la posture s'atténue dans les semaines qui suivent la labyrinthectomie, et les mouvements forcés deviennent moins fréquents et moins violents ; les troubles dus à la suppression d'un labyrinthe s'atténuent, comme si l'animal compensait, par quelque moyen, l'absence de ce labyrinthe. Après un ou deux mois, chez certaines grenouilles, la tête n'est plus que faiblement inclinée (fig. 41), tandis que, chez d'autres, elle conserve une inclinaison importante ; dans tous les cas, les excitations et les mouvements accroissent la dissymétrie de l'attitude, et, après un saut, une grenouille dont la posture est presque normale au repos, retombe fortement penchée du côté opéré. Au bout d'un an, les mêmes différences existent, d'un animal à un autre, dans le degré de compensation, et la même différence aussi, pour chacun d'eux, entre la posture qu'il présente au repos, et celle qu'il prend après des mouvements ; d'ailleurs, la compensation cesse de progresser sensiblement au bout de quelques mois, et elle ne devient jamais totale.

La compensation se produit toujours de la même façon, que le labyrinthe ait été détruit ou que le nerf vestibulaire ait été coupé (de manière à ne pas pouvoir régénérer). En supprimant l'autre labyrinthe, lorsque la compensation a commencé à se réaliser, on observe une inversion de sens pour tous les troubles : la grenouille est alors penchée du côté du second labyrinthe détruit, avec flexion des pattes de ce côté, et extension des pattes du côté opposé ; comme la posture, les mouvements forcés et les troubles de la locomotion ressemblent à ce qu'ils



FIG. 41. — Posture d'une grenouille privée du labyrinthe gauche (après compensation).

seraient si le premier labyrinthe n'avait pas été détruit. L'inversion dure quelques jours, puis l'animal acquiert progressivement l'attitude et le comportement d'une grenouille totalement délabrynthée.

b) LES RÉACTIONS ROTATOIRES APRÈS COMPENSATION.

Un mois ou deux après la labyrinthectomie, lorsque l'inclinaison de la tête a diminué, la rotation dans le plan horizontal se montre capable de provoquer des réactions dues à la stimulation du canal horizontal conservé, réactions nettement différentes selon le sens. S'il s'agit d'une grenouille privée du labyrinthe gauche (fig. 42), la rotation vers la droite et l'arrêt de la rotation vers la gauche déterminent régulièrement (sauf quand, à la suite d'un mouvement, la posture est devenue très dissymétrique) des réactions normales, plus ou moins marquées

selon les individus : déplacement de la tête vers la gauche, incurvation du corps, mouvement de manège vers la gauche. Les réactions de sens inverse sont faibles et irrégulières ; la rotation vers la gauche n'entraîne souvent pas de réaction appréciable, parfois elle détermine une incurvation vers la droite ; l'arrêt d'une rotation vers la droite provoque souvent un mouvement de la tête de ce côté, parfois une incurvation, rarement un mouvement de manège. Ces réactions vers le côté de l'oreille intacte ne s'accroissent pas sensiblement au delà du troisième mois après la labyrinthectomie ; elles restent irrégulières pour une même grenouille, et d'importance variable selon les individus. Dirigées vers le côté non opéré, aussi bien que vers celui de l'opération, les réactions per- et postrotatoires



FIG. 42. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle privée du labyrinthe gauche (après compensation). Les flèches indiquent les déplacements de la tête, plus faibles vers la droite que vers la gauche.

sont certainement dues à la stimulation du canal horizontal de l'oreille intacte, car la section du nerf ampullaire de ce canal les fait disparaître totalement ; ces faits prouvent que des réactions sont possibles dans les deux sens à partir d'un seul canal horizontal.

c) DISCUSSION.

La compensation qui suit la labyrinthectomie, chez la Grenouille, présente des caractères analogues à celle qui se produit chez l'Homme et les autres Mammifères ; l'inversion des troubles, lorsqu'on supprime le second labyrinthe, est également connue chez les Mammifères, sous le nom de nystagmus de BECHTEREW (BECHTEREW, 1883) ; elle montre que la compensation est probablement due à une suppléance exercée par les noyaux vestibulaires (SPIEGEL et DEMETRIADES, 1925 ; SPIEGEL et SATO, 1927 ; FLUUR, 1960).

On sait que, chez l'Homme, après compensation, les réactions per- et post-rotatoires peuvent être égales dans les deux sens ; chez les grenouilles unilabyrinthiques, en raison de l'inclinaison persistante de la tête, les épreuves rota-

toires ne permettent pas de savoir si la stimulation d'un canal horizontal a la même efficacité dans les deux sens ; cette question doit être étudiée sur des animaux dont la posture est symétrique ; tel est l'objet des expériences qui suivent.

B. — SUPPRESSION D'UN CANAL SEMI-CIRCULAIRE HORIZONTAL

1. — Les effets de la suppression d'un canal horizontal, au lendemain de l'opération.

a) ATTITUDE ET MOUVEMENTS.

La suppression d'un canal horizontal se fait par section du nerf ampullaire. Une grenouille, à la suite de cette opération, conserve au repos une attitude normale. Elle est capable, en sautant et en nageant, de se déplacer en ligne droite, mais, le plus souvent, elle décrit des cercles en tournant vers le côté opéré ; de tels mouvements de manège peuvent avoir lieu spontanément ; ils se produisent fréquemment sous l'action d'une stimulation quelconque ; par exemple, en projetant sur le dos de la grenouille le jet d'un robinet, on voit souvent le corps s'incurver lentement du côté opéré, puis l'animal se mettre à sauter en décrivant des cercles de ce côté, ou bien il saute d'abord normalement, puis, après quelques secondes, tourne du côté de l'opération.

Après un tel mouvement de manège, lorsque la grenouille s'immobilise à nouveau, elle reste souvent incurvée du côté opéré pendant une ou plusieurs minutes ; elle reprend ensuite brusquement sa position symétrique, en faisant un mouvement ou un petit saut.

Ainsi, après la suppression d'un canal horizontal, une grenouille présente une tendance à s'incurver (sans torsion du corps) vers le côté opéré, et à être entraînée dans des mouvements de manège de ce côté ; ces faits montrent qu'il y a une différence de tonus entre les muscles qui tendent à incurver le corps d'un côté et de l'autre ; cette dissymétrie tonique, toutefois, ne se manifeste pas dans l'attitude de l'animal au repos, mais seulement en réponse à une excitation, ou à l'occasion de mouvements spontanés ou provoqués.

b) RÉACTIONS ROTATOIRES.

On examine ces réactions dans les conditions définies précédemment pour l'étude des grenouilles aveugles. La description qui suit correspond à des grenouilles privées du canal horizontal gauche ; les différences individuelles sont peu importantes, ce qui nous permet de donner le tableau des réactions moyennes de ces animaux. Les résultats obtenus en supprimant le canal horizontal droit sont les mêmes, et peuvent être décrits en intervertissant les mots *droite* et *gauche*.

α) ROTATION DANS LE SENS HORAIRE*Vitesse : 120 degrés/s.*

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Au début de la rotation, la grenouille s'incurve, puis se met à tourner vers la gauche, c'est-à-dire en sens inverse du sens de rotation du plateau ; elle s'immobilise après 10 à 20 secondes, puis reste incurvée pendant une ou deux minutes ; elle reprend ensuite une position symétrique, en faisant un mouvement brusque ou un petit saut, et garde cette position pendant toute la durée de la rotation à vitesse uniforme ; comme dans le cas d'une grenouille dont l'appareil vestibulaire est intact, on peut provoquer le retour à la posture symétrique, en touchant l'animal après environ 45 secondes de rotation. On voit qu'il n'y a pas de différence sensible avec les réactions perrotatoires directes d'une grenouille seulement aveugle ; cependant, il arrive que, au cours de la rotation uniforme l'animal sorte brusquement de son immobilité, et accomplisse rapidement, pendant quelques secondes, un mouvement de manège vers la gauche, pour s'immobiliser ensuite, incurvé ou symétrique ; il ne s'agit pas là d'une réaction rotatoire spécifique, mais du comportement dissymétrique dû à la suppression d'un canal horizontal ; la rotation produit peut-être, ici, la stimulation qui déclenche ce comportement.

Au cours de la rotation dans le sens horaire, les grenouilles privées du canal horizontal gauche ne présentent jamais de réactions perrotatoires inverses.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille s'immobilise, en restant incurvée vers la gauche.

2° *Arrêt après 3 minutes de rotation* : en général, il n'y a aucune réaction ; l'animal, redevenu symétrique au cours de la rotation, reste immobile lorsqu'on arrête le plateau. Parfois, cependant, il se produit un très petit mouvement de tête vers la droite ; d'autres fois, si la grenouille saute au moment de l'arrêt, elle retombe légèrement incurvée à droite ; dans d'autres cas encore, elle fait brusquement, au moment de l'arrêt, un ou plusieurs tours vers la gauche, ce qui ne constitue naturellement pas une réaction postrotatoire spécifique : la stimulation due à l'arrêt a seulement libéré la tendance à tourner vers la gauche.

Vitesse : 35 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Au début de la rotation, la grenouille s'incurve assez fortement vers la gauche ; elle reprend une attitude symétrique après 1 ou 2 minutes de rotation uniforme.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : il n'y a pas de réaction ; la grenouille reste immobile, incurvée vers la gauche.

2^o *Arrêt après une minute de rotation* : il n'y a pas non plus de réaction ; qu'elle soit encore incurvée, ou qu'elle ait repris une posture symétrique, la grenouille reste immobile.

Vitesse : 13 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Au début de la rotation, la grenouille s'incurve vers la gauche ; elle reprend une attitude symétrique après environ une minute de rotation uniforme, ou même plus tôt.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : il n'y a pas de réaction ; la grenouille reste immobile, incurvée vers la gauche.

2^o *Arrêt après 1 minute de rotation* : il n'y a pas non plus de réaction ; qu'elle soit encore incurvée, ou qu'elle soit redevenue symétrique, la grenouille reste immobile.

Vitesse : 6 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : au début de la rotation, la grenouille s'incurve légèrement vers la gauche ; elle reprend rapidement une attitude symétrique.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES : quelle que soit la durée de la rotation, il n'y a pas de réaction à l'arrêt : la grenouille reste immobile.

Vitesse : 3 degrés/s. On n'observe jamais de réaction, ni au début, ni à l'arrêt de la rotation.

β) ROTATION DANS LE SENS ANTIHORAIRE

Vitesse : 120 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Au début de la rotation, l'animal reste le plus souvent immobile, en conservant son attitude symétrique ; parfois, cependant, il se produit une très légère incurvation vers la droite. Dans tous les cas, après 15 ou 20 secondes de rotation, la grenouille s'incurve presque toujours lentement vers la gauche (réaction perrotatoire inverse), et reste ainsi incurvée pendant une ou deux minutes, avant de reprendre une attitude symétrique qu'elle conserve pendant toute la durée de la rotation.

Parfois, pendant la rotation, la grenouille exécute rapidement un ou plusieurs tours vers la gauche, c'est-à-dire dans le sens où s'effectue la rotation, puis elle s'immobilise, incurvée à gauche ou non ; ces mouvements de manège ne constituent pas une réaction rotatoire, mais ils sont dus, là encore, à la tendance que possède l'animal à tourner du côté opéré, après la suppression d'un canal horizontal.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille s'incurve fortement vers la gauche ; parfois, après un instant d'immobilité, elle se met à tourner dans le même sens, et fait un ou plusieurs tours ; ce mouvement de manège, lorsqu'il n'a pas lieu spontanément, se produit assez régulièrement, si l'on touche la grenouille après qu'elle s'est incurvée.

2^o *Arrêt après 3 minutes de rotation* : il arrive que, dès l'arrêt, la grenouille se mette à tourner et fasse plusieurs tours vers la gauche ; dans d'autres cas, elle déplace la tête vers la gauche et s'incurve lentement de ce côté, puis, comme si elle était irrésistiblement tirée dans ce sens, elle se met à tourner vers la gauche et accomplit un ou plusieurs tours, parfois entrecoupés d'arrêts ; d'autres fois encore, elle s'incurve seulement vers la gauche, et ne se met pas spontanément à tourner, mais, si on la touche à ce moment, le mouvement de manège se produit chaque fois. Dans tous les cas, après s'être immobilisé, l'animal reste incurvé vers la gauche ; il reprend brusquement sa position symétrique, une ou plusieurs minutes plus tard.

Vitesse : 35 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Pas de réaction ; la grenouille reste immobile, avec une posture symétrique.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille déplace la tête vers la gauche et s'incurve de ce côté ; parfois elle tourne un peu dans ce sens (une fraction de tour).

2^o *Arrêt après 1 minute de rotation* : la grenouille déplace la tête vers la gauche et s'incurve de ce côté ; parfois elle tourne un peu dans ce sens (une fraction de tour), et ce déplacement se produit chaque fois, si l'on touche l'animal après qu'il s'est incurvé.

Vitesse : 13 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Pas de réaction ; la grenouille reste immobile, avec une posture symétrique.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1^o *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille s'incurve légèrement vers la gauche, mais, en général, plus faiblement qu'une grenouille seulement aveugle ; elle accomplit parfois une fraction de tour dans ce sens, surtout si on la touche dès qu'elle s'est incurvée.

2^o *Arrêt après 1 minute de rotation* : mêmes réactions que lorsqu'on arrête le plateau après 5 secondes de rotation.

Vitesse : 6 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : pas de réaction ; la grenouille reste immobile, avec une posture symétrique.

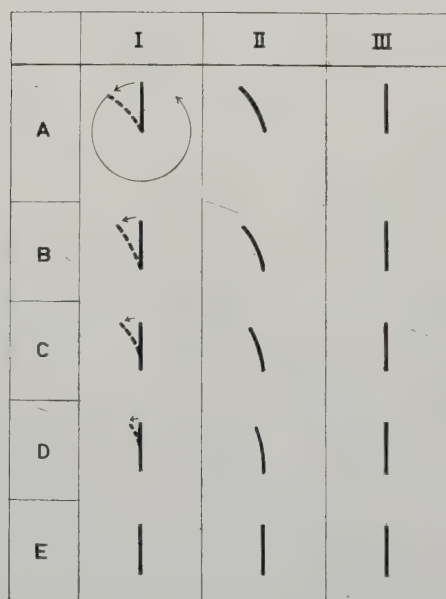


FIG. 43.

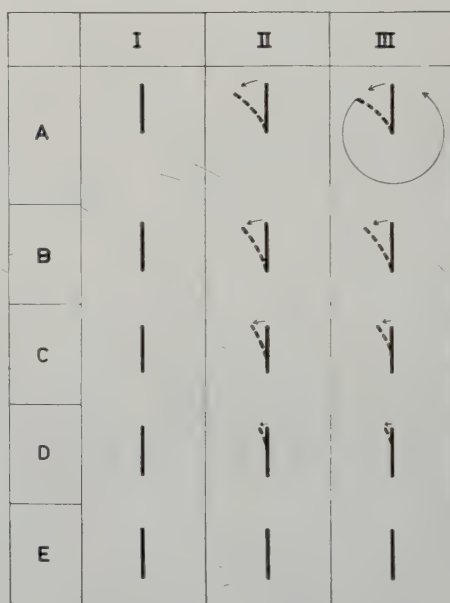


FIG. 44.

FIG. 43. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle, privée du canal horizontal gauche (avant compensation). (Rotation dans le sens horaire). Même légende que fig. 35, p. 48.

FIG. 44. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle, privée du canal horizontal gauche (avant compensation). (Rotation dans le sens antihoraire). Même légende que fig. 35.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES : la réaction ne dépend pas de la durée de la rotation ; elle consiste en un très petit mouvement de tête vers la gauche, dans la plupart des cas, mais ce mouvement se produit de façon irrégulière chez beaucoup de grenouilles, tandis que, chez d'autres, on n'observe jamais de réaction.

Vitesse : 3 degrés/s.

En général, il n'y a ni réactions perrotatoires, ni réactions postrotatoires. Cependant, certaines grenouilles font, à l'arrêt, et quelle que soit la durée de la rotation, un très petit mouvement de tête vers la gauche ; mais — le fait vaut d'être noté — ce sont toujours des individus qui, avant d'être opérés, réagissaient déjà très légèrement à cette même vitesse.

En résumé (fig. 43 et 44) :

1° les réactions perrotatoires et postrotatoires correspondant à un même sens de rotation ne sont pas symétriques ;

2° les deux sens de rotation ne sont pas équivalents : les réactions dirigées vers la gauche (côté opéré) sont conservées, tandis que les réactions dirigées vers la droite (côté intact) sont presque supprimées ;

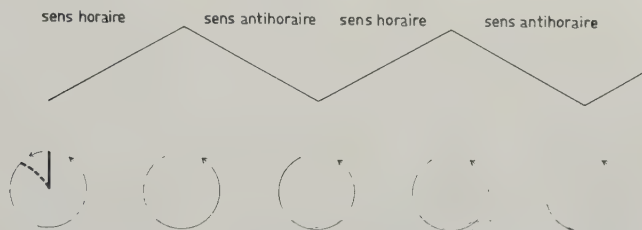


FIG. 45. — Comportement d'une grenouille aveugle, privée du canal horizontal gauche (sans compensation), lorsqu'on la soumet à un mouvement de rotation dirigé alternativement dans un sens et dans l'autre (comparer avec fig. 37, p. 49).

3° les réactions postrotatoires dirigées vers le côté opéré sont légèrement plus faibles que celles des grenouilles seulement aveugles ; la différence est particulièrement nette pour les faibles vitesses ;

4° la suppression du canal horizontal gauche détermine — au moins chez une partie des animaux — une élévation du seuil pour les réactions dirigées vers le côté opéré ; en effet, avec la vitesse de 6 degrés/s, la réaction est supprimée chez certaines grenouilles, et rendue inconstante chez d'autres.

c) OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES

1° Nous avons déjà noté que les grenouilles privées d'un canal horizontal ont une vive tendance à tourner du côté opéré ; si l'on soumet l'un de ces animaux à un mouvement de rotation dirigé alternativement dans l'un et l'autre sens, l'accélération et la durée étant les mêmes dans les deux sens, il se met aussitôt à tourner vers le côté opéré, et continue à se déplacer dans ce sens, aussi longtemps que dure la même stimulation alternative (fig. 45).

2° Les réactions qui se produisent vers le côté non opéré ne sont pas susceptibles d'accroissement ; si la rotation dans le sens horaire (l'animal étant opéré à gauche) se fait avec une accélération sous-liminaire, de façon à ne pas évoquer de

réaction perrotatoire, la stimulation par l'arrêt brusque, même répétée plusieurs fois, ne provoque pas de réaction, ou, s'il s'en produit une, très petite, elle ne devient pas plus importante par la répétition de la stimulation (fig. 46) ; de même, lorsque la grenouille saute au moment de l'arrêt, après une rotation de sens horaire, elle retombe sans s'incurver vers la droite.

3° C'est seulement avec les plus fortes stimulations (vitesse : 120 degrés/s) qu'il se produit des réactions dirigées vers le côté intact, et ces réactions sont toujours rares et très faibles ; elles sont déjà possibles, quelques heures après l'opération, dès que les effets de l'anesthésie sont dissipés ; en particulier, si l'on dépose une grenouille opérée (du côté gauche) sur le plateau, celui-ci étant en train de tourner dans le sens antihoraire à la vitesse de 120 degrés/s, on observe souvent une légère incurvation vers la droite.

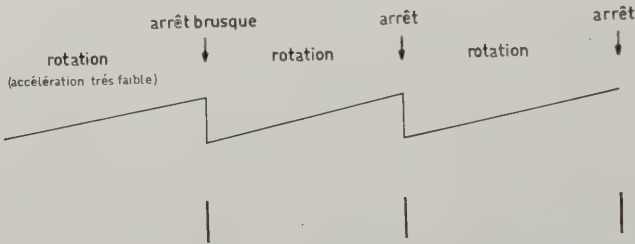


FIG. 46. — Grenouille aveugle, privée du canal horizontal gauche (sans compensation). La répétition d'une stimulation est inefficace (comparer avec fig. 38, p. 49). (Rotation dans le sens horaire).

d) DISCUSSION

Les faibles et rares réactions dirigées vers le côté intact disparaissent, aussi bien que les réactions dirigées vers le côté opéré, lorsqu'on coupe le nerf de l'autre canal horizontal (le canal horizontal droit si, comme dans les expériences précédentes, les animaux avaient d'abord été opérés du côté gauche) ; elles sont donc dues à un courant d'endolymphe ampullofuge dans ce canal, et permettent de penser qu'un tel courant n'est pas inefficace ; cependant, son efficacité est ici très faible. Les réactions postrotatoires dirigées vers la gauche (côté opéré) à l'arrêt d'une rotation de sens antihoraire, sont les mêmes après 5 secondes de rotation qu'après une rotation de longue durée ; en effet, ces réactions ne sont pas contrariées par celles de sens inverse, puisqu'une rotation de sens anti-horaire ne provoque pas de réaction perrotatoire. Tout se passe comme si, au cours d'une rotation de sens antihoraire, l'appareil vestibulaire — en l'occurrence, le canal horizontal droit — restait au repos ; or, nous savons qu'il n'en est rien : la rotation dans ce sens, de même que l'arrêt d'une rotation de sens inverse, diminue l'activité électrique du nerf ampullaire du canal horizontal droit, du moins sur le labyrinthe isolé (LEDoux, 1948) ; à moins de supposer qu'il n'en est pas de même chez un animal dont on a supprimé le canal horizontal gauche, il faut admettre que, chez la grenouille ainsi opérée, la diminution d'activité du nerf ampullaire est habituellement sans action sur le système musculaire.

La réduction d'amplitude des réactions dirigées vers le côté opéré, très sensible, nous l'avons dit, pour les faibles vitesses de rotation, l'est plus encore, à bien examiner les faits, pour la vitesse de 120 degrés/s ; avec cette vitesse, en effet, à de rares exceptions près, une grenouille possédant ses deux canaux horizontaux exécute immédiatement, à l'arrêt, un mouvement de manège ; ici, la réaction n'est souvent, d'abord, qu'une incurvation, qui peut être suivie d'un mouvement de manège, mais ne l'est pas toujours. Il semble que la réaction post-rotatoire proprement dite soit seulement l'incurvation du corps, et que le mouvement de manège, lorsqu'il se produit ensuite, manifeste la tendance de l'animal à tourner vers la gauche ; un tel mouvement de manège peut en effet avoir lieu également, lors des réactions postrotatoires, en employant des vitesses plus faibles ; il se produit aussi, parfois, au cours ou à l'arrêt de la rotation, dans des cas où une réaction per- ou postrotatoire se ferait en sens inverse.

La réduction de l'amplitude des réactions et l'élévation du seuil, chez les grenouilles privées d'un canal horizontal, seront confirmées par l'étude des réactions rotatoires après compensation ; dès maintenant, elles peuvent donner à penser que, chez les animaux dont l'appareil vestibulaire est intact, les deux canaux horizontaux participent aux réactions dans les deux sens.

2. — La compensation ; les réactions rotatoires après compensation.

a) DISTINCTION ENTRE LA COMPENSATION ET LA RÉGÉNÉRATION DU NERF.

1. — *Cas de la régénération.*

Si l'on coupe le nerf ampullaire du canal horizontal gauche, par exemple, sans prendre de précautions particulières, il arrive en général que la tendance à tourner vers la gauche commence à disparaître une quinzaine de jours plus tard ; en même temps, les réactions per- et postrotatoires dirigées vers la droite redeviennent importantes et régulières ; trois semaines à un mois après l'opération, dans la plupart des cas (si les grenouilles sont maintenues à une température de 15 à 20°), on n'observe plus de tendance à tourner vers la gauche, et les réactions rotatoires sont redevenues normales. On peut alors vérifier que le nerf ampullaire gauche a régénéré sa partie périphérique, et innerve de façon normale la crête du canal semi-circulaire ; en effet, si l'on coupe ce nerf à nouveau, l'animal retrouve exactement le comportement qu'il avait après la première opération ; si, au contraire, on coupe cette fois le nerf ampullaire de l'autre canal horizontal (le canal horizontal droit, dans notre exemple), la grenouille se comporte comme un animal privé de ce canal, mais pourvu du canal horizontal gauche : les réactions rotatoires dirigées vers la droite sont conservées, les réactions dirigées vers la gauche, supprimées.

L'étude histologique, enfin, confirme l'innervation normale de la crête ampullaire ; en effet, lorsqu'on coupe le nerf du canal horizontal en prenant des dispositions pour qu'il ne puisse pas se produire de régénération (par exemple, en détruisant le ganglion de Scarpa), la crête dégénère et, au bout de quatre se-

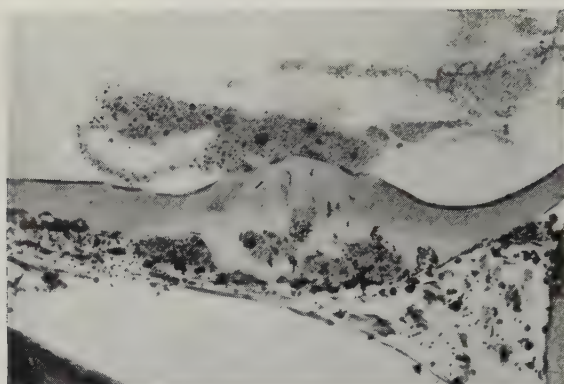


FIG. 47. — Crête ampullaire d'un canal horizontal, un mois après la section du nerf ampullaire et la destruction du ganglion de Scarpa (coupe horizontale). Comparer avec la même crête sur la fig. 19, p. 32, et sur la fig. 49 ($\times 120$).



FIG. 48. — Emplacement de la crête ampullaire d'un canal horizontal, deux mois après la section du nerf ampullaire et la destruction du ganglion de Scarpa (coupe horizontale) ($\times 120$).

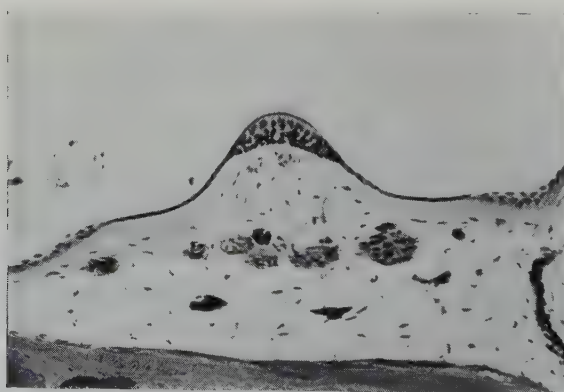


FIG. 49. — Crête ampullaire d'un canal horizontal, un mois après la section du nerf ampullaire : la partie périphérique du nerf a été régénérée, et la crête a une structure normale (coupe horizontale). Comparer avec la même crête sur la fig. 19, p. 32. ($\times 120$).

maines, sa destruction est déjà très avancée (fig. 47). Un mois plus tard, elle a complètement disparu, ainsi que les filets nerveux appliqués à son niveau sur la paroi de l'ampoule (fig. 48). Au bout des mêmes délais, lorsqu'il y a régénération, la crête et son innervation apparaissent tout à fait semblables à celles d'une oreille intacte (fig. 49).

Il ne faut pas s'étonner de la régularité de la régénération, dans le cas étudié ici ; d'autres exemples de régénération aussi parfaite sont connus chez les Amphibiens (SPERRY, 1942, 1945).

2. — *Cas de la compensation.*

La compensation est un phénomène tout à fait différent de celui que nous venons de décrire ; un canal horizontal étant supprimé définitivement — c'est-à-dire sans que les fibres qui innervent la crête ampullaire puissent être régénérées — les troubles s'atténuent peu à peu, comme si l'animal compensait par quelque moyen l'absence de ce canal ; cette absence peut d'ailleurs être contrôlée en coupant, après plusieurs semaines ou plusieurs mois, le nerf du canal opposé : toutes les réactions rotatoires disparaissent aussitôt. Bien entendu, les deux phénomènes — compensation et régénération partielle — peuvent coexister ; aussi, pour observer correctement la compensation, faut-il empêcher toute régénération du nerf dans la crête, en opérant comme il est indiqué page 31.

b) ETUDE DE LA COMPENSATION (NON ACCOMPAGNÉE DE RÉGÉNÉRATION).

Après la suppression d'un canal horizontal, la tendance à tourner vers le côté opéré reste très vive, chez toutes les grenouilles, pendant une semaine ou deux, puis elle diminue, très inégalement, d'ailleurs, selon les individus ; chez certains d'entre eux, elle est fortement atténuée au bout de trois semaines ; chez d'autres, au contraire, elle est encore très marquée après un ou même deux mois.

En même temps, les réactions dirigées vers le côté intact deviennent plus fréquentes et plus importantes ; pour le montrer, nous allons donner maintenant la description des réactions rotatoires, en supposant comme précédemment que les animaux ont été opérés du côté gauche.

1° *État des réactions rotatoires au bout d'une semaine.*

α) ROTATION DANS LE SENS HORAIRE :

Vitesse : 120 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : pas de changement.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° *Arrêt après 5 secondes de rotation* : pour certaines grenouilles, il n'y a pas de changement ; d'autres, au contraire, après s'être immobilisées, ramènent légèrement la tête vers la droite, presque jusqu'à une position symétrique.

2° *Arrêt après 3 minutes de rotation* : petit mouvement de tête vers la droite, qui se produit irrégulièrement, mais plus fréquemment qu'au lendemain de l'opération.

Vitesse : 35 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : pas de changement.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° *Arrêt après 5 secondes de rotation* : souvent la grenouille ramène légèrement la tête vers la droite, mais pas jusqu'à une position symétrique.

2° *Arrêt après une minute de rotation* : en général, pas de réaction ; parfois, un petit mouvement de tête vers la droite.

Vitesse : 13 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : pas de changement.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° *Arrêt après 5 secondes de rotation* : en général, la grenouille reste incurvée à gauche, sans réagir, mais il y a parfois un très petit mouvement de tête vers la droite.

2° *Arrêt après une minute de rotation* : en général, pas de réaction ; parfois un très petit mouvement de tête vers la droite.

Vitesse : 6 degrés/s. pas de changement.

Vitesse : 3 degrés/s. pas de changement.

β) ROTATION DANS LE SENS ANTIHORAIRE :

Vitesse : 120 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

En général, pas de réaction ; cependant, une légère incurvation vers la droite se produit parfois, un peu plus souvent qu'au lendemain de l'opération.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES : pas de changement.

Aux autres vitesses, aucun changement, ni dans les réactions perrotatoires, ni dans les réactions postrotatoires.

En résumé, une semaine après l'opération, les réactions dirigées vers la droite (côté intact) tendent à devenir plus fréquentes, et leur seuil est légèrement abaissé ; ces réactions continuent à s'amplifier au cours des semaines suivantes, et, ainsi qu'on va le voir, le changement est très sensible au bout d'un mois.

2° Réactions rotatoires un mois après l'opération.

(Description du comportement moyen des animaux, à ce stade de la compensation.)

α) ROTATION DANS LE SENS HORAIRE (fig. 50).

Vitesse : 120 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Incurvation vers la gauche, puis déplacement dans le même sens.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° Arrêt après 5 secondes de rotation : la grenouille s'immobilise, et ramène lentement la tête jusqu'à une position sensiblement symétrique.

2° Arrêt après 3 minutes de rotation : l'animal déplace la tête vers la droite, et le corps s'incurve de ce côté ; si on touche la grenouille à ce moment, elle fait un petit saut, s'incurve plus fortement, et parfois se déplace un peu, en exécutant une fraction de tour vers la droite.

Vitesse : 35 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : incurvation du corps vers la gauche.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° Arrêt après 5 secondes de rotation : retour de la tête vers une position symétrique ;

2° Arrêt après une minute de rotation : il n'y a parfois pas de réaction ; dans d'autres cas, la grenouille déplace un peu la tête vers la droite, et s'incurve légèrement de ce côté ; si, à ce moment, elle saute, soit spontanément, soit à la suite d'une excitation, l'incurvation du corps devient nettement plus forte.

Vitesse : 13 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : incurvation du corps vers la gauche.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° Arrêt après 5 secondes de rotation : pas de réaction, ou un très léger mouvement de tête vers la droite, mais l'animal reste incurvé vers la gauche.

2° Arrêt après 1 minute de rotation : pas de réaction en général ; parfois, cependant, un très petit mouvement de tête vers la droite. Si la grenouille saute au moment de l'arrêt, elle retombe un peu incurvée vers la droite.

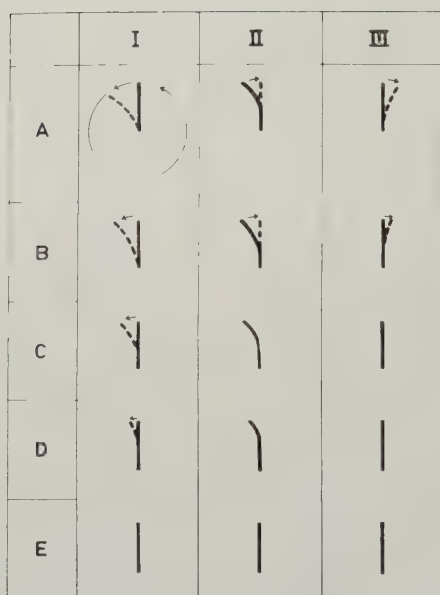


FIG. 50. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle, un mois après la suppression du canal horizontal gauche. (Rotation dans le sens horaire). Même légende que fig. 35, p. 48.

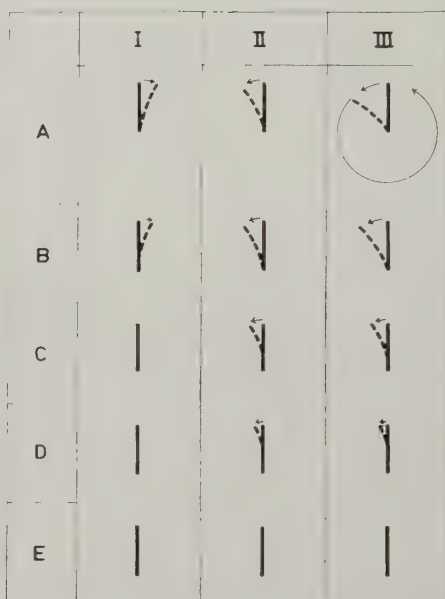


FIG. 51. — Réactions rotatoires d'une grenouille aveugle, un mois après la suppression du canal horizontal gauche. (Rotation dans le sens antihoraire). Même légende que fig. 35.

Vitesse : 6 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : souvent, le corps s'incurve très légèrement vers la gauche, mais il peut n'y avoir aucune réaction.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES : il n'y a pas de réaction postrotatoire, quelle que soit la durée de la rotation.

Vitesse : 3 degrés/s. Ni réactions perrotatoires, ni réactions postrotatoires.

β) ROTATION DANS LE SENS ANTIHORAIRE (fig. 51) :

Vitesse : 120 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : incurvation du corps vers la droite.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille ramène la tête vers la gauche et s'incurve de ce côté ; parfois elle se déplace et accomplit une fraction de tour dans le même sens.

2° *Arrêt après 3 minutes de rotation* : la grenouille s'incurve vers la gauche, puis, après un temps d'arrêt, peut accomplir un ou deux tours dans ce sens.

Vitesse : 35 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES.

Incurvation du corps vers la droite, dans la moitié des cas environ ; pas de réaction perceptible, dans les autres cas.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES.

1° *Arrêt après 5 secondes de rotation* : la grenouille ramène la tête vers la gauche, et s'incurve plus ou moins fortement de ce côté.

2° *Arrêt après 1 minute de rotation* : la grenouille s'incurve plus ou moins fortement vers la gauche.

Vitesse : 13 degrés/s.

A. — RÉACTIONS PERROTATOIRES : pas de réactions.

B. — RÉACTIONS POSTROTATOIRES : légère incurvation du corps vers la gauche, quelle que soit la durée de la rotation.

Vitesse : 6 degrés/s. Pas de réactions perrotatoires ; à l'arrêt, très petit déplacement de la tête vers la gauche, quelle que soit la durée de la rotation ; pas de réactions postrotatoires pour certains animaux.

Vitesse : 3 degrés/s. Ni réactions perrotatoires, ni réactions postrotatoires.

En résumé, les réactions dirigées vers le côté intact, qui, aussitôt après l'opération, étaient rares et très faibles, se produisent maintenant de façon régulière, et ont pris une amplitude plus grande ; en outre, elles ont lieu pour des stimulations plus faibles, ce qui revient à dire que leur seuil s'est abaissé. Mais la variabilité des réactions est plus grande qu'au lendemain de l'opération ; d'une part, les réactions d'une même grenouille sont plus inconstantes ; d'autre part, les différences individuelles sont plus marquées, et il n'y a pas deux animaux semblables quant à la compensation ; ce fait est illustré par la comparaison de plusieurs grenouilles à ce stade (fig. 52) : on voit que certaines d'entre elles ont conservé, plus nettement que d'autres, la tendance à tourner vers le côté opéré, et que l'abaissement du seuil, pour les réactions dirigées vers le côté intact, n'est pas égal pour toutes (1).

(1) On a choisi, pour établir la figure 52, 5 grenouilles qui, ayant ensuite survécu, ont pu être suivies pendant plus d'un an ; elles constituent, d'ailleurs, un bon échantillonnage parmi les grenouilles à ce stade de la compensation.

L'inégalité qui persiste entre les réactions se produisant vers la droite et vers la gauche peut être mise en évidence rapidement en soumettant l'animal à une rotation dirigée alternativement dans l'un et l'autre sens : après quelques mouvements de va-et-vient, la grenouille se met à tourner du côté gauche. Par ailleurs, si l'on projette un jet d'eau sur le dos d'un de ces animaux, il s'incurve à gauche, comme au lendemain de l'opération.

Cependant, les réactions dirigées vers la droite sont susceptibles de devenir beaucoup plus fortes, si la stimulation est répétée sans être contrariée par des stimulations de sens inverse ; par cette méthode (voir p. 48), la grenouille peut être conduite à exécuter un mouvement de manège vers la droite.

Il faut noter, enfin, que les réactions vers la droite sont plus marquées, si l'animal saute au moment où se produit la réaction ; il semble que le saut libère une importante différence de tonus entre les muscles des deux côtés du corps, cette différence de tonus restant en partie latente si l'animal ne se déplace pas (on sait qu'il en est de même chez une grenouille dont l'appareil vestibulaire est intact).

3° *La compensation et les réactions rotatoires un an après l'opération.*

Après le premier mois, la compensation continue à progresser, très lentement ; au bout d'un an, la tendance à tourner vers le côté opéré s'est encore atténuée, mais elle n'a pas disparu ; toutes les grenouilles exécutent de temps à autre, brusquement, un ou plusieurs tours vers la gauche, les unes moins souvent que les autres ; il en est qui, placées sous le jet d'un robinet, s'incurvent régulièrement vers la gauche, tandis que d'autres, sous l'action du même stimulus, ne s'incurvent que rarement. Les différences individuelles sont sensibles également pour les réactions rotatoires : 5 grenouilles seulement ayant pu être conservées en vie toute une année après l'opération, il n'est pas possible de donner une description générale des réactions à ce stade ; aussi bien suffit-il, pour apprécier l'étendue de la compensation, d'examiner les réactions postrotatoires de ces 5 grenouilles (fig. 53) et de les comparer avec celles que présentaient les mêmes individus un mois seulement après avoir été opérés (fig. 52). On voit alors que, au bout d'un an, chez tous ces animaux, l'amplitude des réactions vers la droite s'est accrue, et que le seuil, pour les mêmes réactions, s'est abaissé. En outre, il n'arrive plus que rarement (plus ou moins rarement, d'ailleurs, selon les individus) que les réactions vers la gauche, même avec la plus forte stimulation utilisée, soient suivies d'un mouvement de manège ; certaines de ces grenouilles ont même des réactions sensiblement égales des deux côtés ; cependant, même chez celles-là, il persiste une dissymétrie tonique, qui peut être mise en évidence par l'épreuve de la rotation dirigée alternativement dans les deux sens : au bout d'un temps plus ou moins long (de quelques secondes à 1 minute ou deux, selon les cas), l'animal se met, en général, à tourner vers la gauche.

	G1		G2		G3		G4		G5	
	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH
A										
B										
C										
D										

FIG. 52. — Réactions postrotatoires après des rotations de longue durée : grenouilles aveugles, un mois après la suppression du canal horizontal gauche. G1 à G5 : désignation des grenouilles ; H : rotation dans le sens horaire ; AH : rotation dans le sens antihoraire. A : vitesse $120^{\circ}/s$; B : $35^{\circ}/s$; C : $13^{\circ}/s$; D : $6^{\circ}/s$.

	G1		G2		G3		G4		G5	
	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH
A										
B										
C										
D										

FIG. 53. — Réactions postrotatoires après des rotations de longue durée : grenouilles aveugles, 1 an après la suppression du canal horizontal gauche. G1 à G5 : mêmes grenouilles que sur la fig. 52 ; même légende.

4^o Discussion.

α) ORIGINE ET SIGNIFICATION DE LA COMPENSATION

Comme dans le cas de la labyrinthectomie (p. 55), le problème de l'origine de la compensation peut être en partie éclairé par l'observation suivante : si, chez une grenouille privée d'un canal horizontal (celui du labyrinthe gauche, par exemple) depuis plusieurs mois ou depuis un an, on supprime de la même façon l'autre canal horizontal (celui du labyrinthe droit, par conséquent), il se produit une inversion dans la dissymétrie du comportement ; l'animal, notamment, exécute de fréquents mouvements de manège vers la droite, sans jamais tourner vers la gauche ; il se comporte comme si le canal horizontal gauche était présent. On admet que ce canal est suppléé par les noyaux vestibulaires correspondants, et que la compensation est due à une action tonique de ces noyaux. Mais cette prédominance unilatérale des noyaux vestibulaires ne dure pas ; quelques heures

ou quelques jours après la suppression du canal horizontal droit, il apparaît des mouvements de manège vers la gauche, d'abord rares, puis de plus en plus fréquents ; quelques jours plus tard, la grenouille tourne aussi souvent d'un côté que de l'autre, comme tout animal privé des deux canaux horizontaux.

Bien entendu, dès la suppression du second canal, les réactions rotatoires ont entièrement disparu ; les réactions dans les deux sens étaient donc dues au seul canal horizontal conservé lors de la première opération ; ainsi, comme nous l'avons déjà noté en étudiant les grenouilles privées d'un labyrinthe (p. 55) ou seulement privées d'un canal horizontal, avant que la compensation ne se produise (p. 62), un canal horizontal est stimuable par un courant d'endolymphe ampullopète ou ampullofuge. Mais un autre fait, lui aussi déjà signalé comme conséquence de la suppression d'un canal horizontal, apparaît plus nettement au terme d'une longue période de compensation : l'amplitude des réactions est plus faible, et le seuil plus élevé, chez les animaux ayant un seul canal horizontal, que chez ceux dont les deux canaux sont présents (comparer la fig. 53 avec les fig. 35 et 36, p. 48) ; on peut donc admettre, comme nous l'avons déjà suggéré (p. 63), que, lorsque l'appareil vestibulaire est intact, les deux canaux participent aux réactions dans les deux sens. S'il en est bien ainsi, c'est la dissymétrie tonique due à la suppression d'un canal horizontal qui, tout de suite après l'opération, fait apparaître l'autre comme unidirectionnel ; quand cette dissymétrie s'atténue, sous l'effet de la compensation, les réactions dirigées vers le côté intact redeviennent possibles : la bidirectionnalité qui se manifeste alors n'est pas une conséquence de la compensation ; au contraire, elle existait préalablement à toute intervention sur le labyrinthe, et la compensation lui permet de se manifester. Sans doute, la même interprétation est-elle valable chez l'Homme (CAWTHORNE, FITZGERALD et HALLPIKE, 1942 ; STAHL, 1958 ; FLUOR, 1960).

3) LA BIDIRECTIONNALITÉ DU CANAL HORIZONTAL ET L'ACTIVITÉ ÉLECTRIQUE DU NERF AMPULLAIRE

A la fin de l'introduction, nous nous demandions (p. 25) si, chez la Grenouille, les réactions pouvaient être produites seulement par une augmentation de l'activité électrique du nerf ampullaire, ou aussi par une diminution de cette activité. Il résulte des observations faites sur les grenouilles privées d'un canal horizontal — en admettant que l'activité électrique du nerf soit la même, chez ces animaux et sur le labyrinthe isolé — que l'inhibition et l'augmentation de l'activité électrique sont l'une et l'autre efficaces ; l'inhibition — qui est due à un courant d'endolymphe ampullofuge — détermine des réactions dirigées vers le côté du canal considéré, tandis que l'accroissement d'activité — dû à un courant d'endolymphe ampullopète — produit des réactions dirigées vers le côté opposé. Par conséquent, le schéma (fig. 11, p. 24) établi pour le cas de l'Homme est également valable pour la Grenouille, avec une légende un peu modifiée : « Stimulation d'un canal horizontal (après destruction du canal horizontal opposé,

suivie de compensation) » ; les réactions dont le sens est indiqué sur la figure deviennent : « incurvation du corps », au lieu de : « déviations des yeux ».

Il apparaît, en outre, si l'on admet notre façon d'interpréter les effets de la compensation, que, lorsque l'appareil vestibulaire est intact, les réactions dirigées vers chacun des côtés sont dues, à la fois, à l'augmentation d'activité sur le nerf controlatéral et à la diminution d'activité sur le nerf ipsilatéral.

CHAPITRE III

RÉGÉNÉRATION DES FIBRES DU NERF AMPULLAIRE DU CANAL HORIZONTAL DANS LA CRÊTE AMPULLAIRE DU CANAL VERTICAL ANTÉRIEUR

CONSÉQUENCES DE LA NOUVELLE INNERVATION

Les expériences rapportées dans les pages qui précèdent nous ont conduit à essayer de dissocier expérimentalement les deux fonctions d'un canal semi-circulaire : sa fonction tonique, d'une part, et celle qu'il remplit lors de la stimulation rotatoire, d'autre part.

Dans ce but, profitant de la facilité avec laquelle le nerf d'un canal, après avoir été sectionné, régénère sa partie périphérique, nous avons tenté d'innervier la crête ampullaire du canal vertical antérieur avec le nerf du canal horizontal.

Avant de décrire cette opération et ses résultats, il est nécessaire d'indiquer ici les rôles principaux des canaux verticaux antérieurs.

A. — QUELQUES OBSERVATIONS RELATIVES AUX FONCTIONS DES CANAUX VERTICAUX ANTÉRIEURS

McNALLY et TAIT (1933) ont étudié, en coupant les différentes branches du nerf vestibulaire, les rôles des récepteurs labyrinthiques de la Grenouille ; ils ont notamment décrit les effets de la suppression d'un canal vertical ou de plusieurs canaux verticaux. Nous rapporterons ici celles de leurs observations qui concernent les canaux verticaux antérieurs, observations que nous avons eu maintes fois l'occasion de répéter.

1. — Observations sur des grenouilles intactes. — La réaction de soutien.

Si, après avoir soulevé la tête d'une grenouille, de façon à mettre ses bras en extension, on retire brusquement le point d'appui, les bras se raidissent, et maintiennent le corps et la tête relevés (fig. 54) : telle est la réaction « de soutien » (« supporting reaction » de McNALLY et TAIT) ; en examinant attentivement les faits, on peut voir que, au moment où l'on supprime l'appui, les bras de l'animal fléchissent très légèrement ; mais leur tonus d'extension augmente presque instantanément, ainsi que celui du cou, ce qui empêche le corps et la tête de retomber.

Par ailleurs, si l'on projette la tête de l'animal vers le haut, elle retombe ensuite ; en même temps, les bras fléchissent, mais la tête est en quelque sorte retenue dans sa chute, car elle dépasse peu sa position normale, et ne vient pas en contact avec le sol ; elle remonte d'ailleurs aussitôt et reprend sa position normale.

Enfin, quand une grenouille saute, l'orientation de la tête reste la même pendant tout le déplacement ; si la tête fléchit un peu au moment où l'animal se pose, elle ne va jamais jusqu'à toucher le sol, et revient aussitôt à sa position normale.



FIG. 54. — Réaction de soutien.

2. — Conséquences de la suppression bilatérale des canaux verticaux antérieurs.

La section des nerfs ampullaires des canaux verticaux antérieurs, dans les deux labyrinthes, ne modifie ni la posture d'une grenouille, ni ses réactions rotatoires dans le plan horizontal ; toutefois, quand, au cours de ces réactions, l'animal se déplace, sa tête tombe souvent vers l'avant, en s'inclinant parfois d'un côté ou de l'autre. Il en est de même à l'occasion de tous les déplacements ; en particulier, lorsque la grenouille saute, elle bascule vers l'avant, longitudinalement, ou sur le côté, et se pose en heurtant le sol avec l'extrémité ou l'un des côtés du museau ; parfois, elle se retourne complètement au cours du saut, et retombe sur le dos.

Par ailleurs, la réaction de soutien n'existe plus ; si, après avoir soulevé la tête, de façon à mettre les bras de la grenouille en extension, on retire brusquement le point d'appui, les bras fléchissent au niveau de l'épaule et du coude, la tête retombe brusquement et, en général, heurte le sol ; elle remonte ensuite, et reprend sa position normale. De même, si l'animal s'écarte du point d'appui, pendant qu'on le maintient relevé, la tête tombe et heurte le sol. Enfin, si l'on projette la tête vers le haut, elle retombe sans être retenue dans sa chute.

3. — Conséquences de la suppression d'un canal vertical antérieur.

Lorsqu'on a supprimé seulement un canal vertical antérieur, la posture est en général normale, mais il arrive qu'après un mouvement la tête reste légèrement penchée du côté opéré, pendant une ou deux minutes. Les réactions rotatoires ne sont pas modifiées ; cependant, lorsque au cours de ces réactions la grenouille se déplace, après chaque petit saut la tête tombe vers l'avant en s'inclinant du côté opéré.

Si, après avoir soulevé la tête, on supprime brusquement l'appui, le bras du côté opéré fléchit au niveau de l'épaule et au niveau du coude, tandis que l'autre bras se raidit en extension ; la tête bascule vers le côté opéré, et se redresse aussitôt. Cette chute de la tête sur le côté est parfois très marquée, parfois, au contraire, peu importante ; si la grenouille s'écarte du point d'appui pendant qu'on la maintient relevée, la tête bascule toujours brutalement du côté opéré.

Lorsqu'on projette la tête vers le haut, elle retombe en basculant vers l'avant et du côté opéré. La tête s'incline de la même façon à l'occasion d'un mouvement quelconque ; après un saut, la grenouille, en retombant, heurte le sol avec son museau, du côté opéré ; parfois l'animal se retourne complètement, en basculant dans la même direction diagonale, et retombe alors sur le dos.

On voit, d'après ces expériences, que les canaux semi-circulaires antérieurs, au cours des mouvements, empêchent la tête de tomber vers l'avant, et la grenouille de basculer dans ce sens ; chacun des deux canaux antérieurs joue ce rôle pour le côté où il est situé ; les stimulations qui font intervenir les réflexes protecteurs sont dues aux courants d'endolymphe produits dans les canaux par les déplacements de la tête.

4. — Régénération du nerf ampullaire. — Compensation.

McNALLY et TAIT indiquent que le comportement dû à la section du nerf d'un canal semi-circulaire est encore le même au bout de 3 mois ; nos observations, sur ce point, ne concordent pas avec les leurs. Tout d'abord, pour les canaux verticaux, aussi bien que pour les horizontaux, si l'on coupe le nerf sans prendre de précautions particulières, il régénère généralement sa partie périphérique, et rétablit l'innervation de la crête ; trois ou quatre semaines après l'opération, le comportement de la grenouille, et le contrôle histologique, montrent que le labyrinthe opéré est redevenu normal. Au contraire, si l'on prend des dispositions pour empêcher la régénération, par exemple en cautérisant la crête ampullaire du canal dont on a coupé le nerf, l'absence d'un canal vertical se fait encore sentir un an plus tard ; cependant, les troubles dus à l'absence de ce canal sont, déjà au bout d'un mois, nettement atténués ; ainsi, lorsque, après avoir soulevé la tête, on retire brusquement le point d'appui, la tête bascule moins fortement et moins souvent vers le côté opéré ; lorsqu'on projette la tête vers le haut, elle retombe presque sans s'incliner sur le côté ; au cours des sauts, la grenouille bascule vers l'avant, du côté opéré, mais elle se retourne beaucoup moins souvent

qu'au lendemain de l'opération. Il y a donc un certain degré de compensation, qui est peut-être attribuable au canal antérieur conservé ; en effet, on n'observe pas de compensation appréciable, après le même délai, chez une grenouille privée des deux canaux antérieurs.

B. — INNERVATION DE LA CRÊTE AMPULLAIRE DU CANAL VERTICAL ANTÉRIEUR PAR LE NERF DU CANAL HORIZONTAL

1. — Description de l'opération.

(Cette opération est souvent désignée, dans la suite, par l'expression : opération « R », du mot *régénération*.)

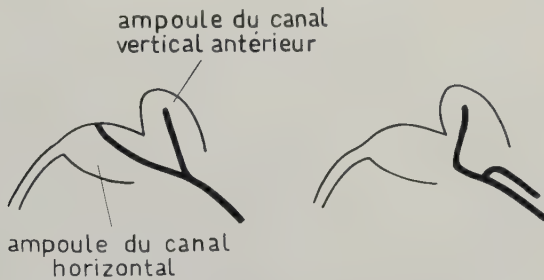


FIG. 55. — Réalisation de l'opération « R ».

Après avoir coupé chacun des nerfs ampullaires à son extrémité, on replie le nerf de l'ampoule verticale, et on amène sur cette ampoule le nerf du canal horizontal (fig. 55) ; on cauterise ensuite l'ampoule horizontale pour en détruire la crête ; ces précautions sont destinées à éviter que chacun des nerfs ne régénère l'extrémité de ses fibres dans la crête où elles se terminaient auparavant, et à favoriser, au contraire, l'allongement et la pénétration des fibres du nerf ampullaire horizontal dans la crête de l'ampoule verticale. L'innervation de cette crête par le nerf du canal horizontal se réalise dans presque tous les cas (1) ; elle se manifeste bientôt par ses conséquences fonctionnelles, analogues à celles qu'ont observées SPERRY (1943) et SPERRY et MINER (1949) à la suite d'interventions semblables sur d'autres récepteurs sensoriels ; elle peut également être contrôlée sur des coupes histologiques.

2. — Conséquences fonctionnelles de la nouvelle innervation.

Les grenouilles opérées comme il vient d'être dit ont, tout d'abord, un comportement qui traduit à la fois l'absence du canal horizontal et celle du canal vertical

(1) Si les expériences sont faites en été ou bien si, en hiver, les grenouilles sont maintenues à une température assez élevée (20° environ), le pourcentage de réussites est très élevé : 5 échecs pour plus de cent grenouilles opérées ; à des températures plus basses, les résultats sont médiocres : à peine une moitié de succès.

antérieur ; notons, en particulier, les faits suivants : lorsqu'on projette la tête vers le haut, elle retombe en basculant du côté opéré — signe de l'absence du canal vertical — et, très souvent, la grenouille s'incurve en même temps de ce côté, puis elle se met, parfois, à tourner dans le même sens — signe de l'absence du canal horizontal. Cependant, chez la plupart des animaux ainsi opérés, une réaction nouvelle et caractéristique (dite réaction « R ») apparaît au bout de 2 semaines environ, et atteint son amplitude maximale 3 ou 4 semaines après l'opération : lorsqu'on projette la tête vers le haut, elle retombe en déviant du côté opposé à celui de l'opération ; si l'on répète plusieurs fois cet essai, la grenouille s'incurve du même côté, de plus en plus fortement, et, parfois, se met à tourner dans ce sens. En même temps, la tendance à tourner du côté opéré s'atténue rapidement, à partir de la 2^e semaine ; elle a disparu complètement, ou presque complètement, au bout de 3 ou 4 semaines, et, si ce n'était l'absence, toujours perceptible, du



FIG. 56.



FIG. 57.

FIG. 56. — Innervation des canaux horizontaux et des canaux verticaux antérieurs, chez les grenouilles « R » (opération « R » effectuée dans l'oreille gauche).

FIG. 57. — Suppression du canal horizontal et du canal vertical antérieur du labyrinthe gauche.

canal vertical antérieur, ces animaux (que, dans la suite, nous appellerons grenouilles « R ») sembleraient, dans leurs déplacements, avoir un appareil vestibulaire normal. Lorsqu'elles reçoivent sur le dos le jet d'un robinet, les grenouilles « R » ne s'incurvent plus vers le côté opéré ; parfois elles conservent une posture symétrique ; en général, elles s'incurvent vers le côté intact, et certaines se mettent à tourner dans ce sens.

La figure 56 montre la modification de l'appareil vestibulaire qui est réalisée chez les grenouilles « R » (comparer avec figure 22, A, p. 34).

Les animaux témoins, chez lesquels les nerfs des deux canaux ont été coupés sans possibilité de régénération (fig. 57), n'acquièrent pas la réaction « R », et la dissymétrie tonique ne disparaît pas chez eux ; au bout d'un mois, la tendance à tourner vers le côté opéré existe toujours, encore très nette chez les deux tiers d'entre eux, atténuée chez les autres ; par ailleurs, aucun des témoins ne s'incurve du côté intact en recevant un jet sur le dos : l'incurvation se produit du côté opéré, ou bien, parfois, il n'y a pas d'incurvation du tout.

3. — Expériences de contrôle.

a) SECTION DU NERF RÉGÉNÉRÉ.

Il est en général difficile d'opérer deux fois la même oreille ; lorsqu'on ouvre la capsule labyrinthique quelques semaines après une opération, on la trouve souvent remplie par un tissu conjonctif très vascularisé, et les hémorragies qui se

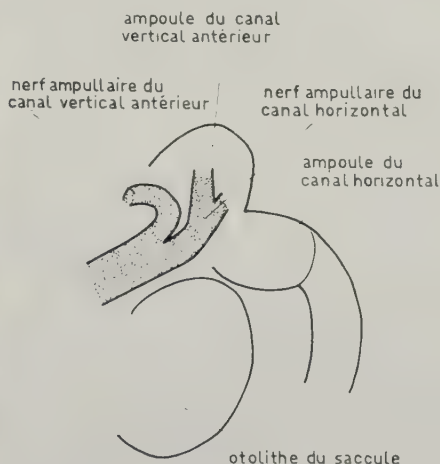


FIG. 58. — Innervation de la crête ampullaire du canal vertical antérieur chez une grenouille « R » (labyrinthe gauche, face ventrale ; même orientation que sur les fig. 14 et 20). Comparer avec fig. 20, p. 33. ($\times 15$).

produisent alors empêchent d'avoir une bonne visibilité. Cependant, quatre fois, chez des grenouilles « R », nous avons pu couper les fibres innervant l'ampoule du canal vertical antérieur (fig. 58) ; dans tous les cas, la réaction caractéristique a disparu après l'opération, et ces grenouilles ont en même temps retrouvé une vive tendance à tourner du côté opéré.

b) OPÉRATION « R » ACCOMPAGNÉE DE LA SUPPRESSION DES DEUX CANAUX CORRESPONDANTS DANS L'OREILLE OPPOSÉE.

Chez quatre grenouilles, nous avons réalisé l'opération « R » dans l'oreille gauche, en même temps que, dans l'oreille droite, nous coupions le nerf du canal horizontal et celui du canal vertical antérieur, de façon qu'ils ne puissent pas régénérer.

Après cette double opération, la posture était normale, et le comportement des animaux traduisait l'absence des canaux horizontaux (suppression des réactions rotatoires, mouvements de manège des deux côtés) et des canaux verticaux antérieurs (absence de la réaction de soutien, chute de la tête en avant au cours des déplacements) ; lorsqu'on abandonnait la tête après l'avoir relevée, elle retombait souvent en déviant d'un côté ou de l'autre, et parfois la grenouille se mettait à tourner, indifféremment vers la droite ou vers la gauche.

Deux de ces grenouilles, au bout d'un mois, ne tournaient plus que vers la droite, et leur tête, après avoir été soulevée, retombait en déviant systématiquement de ce côté ; l'innervation de la crête antérieure par le nerf du canal horizontal s'était donc réalisée (fig. 59) ; chez l'une de ces deux grenouilles, nous avons pu couper, sur l'ampoule antérieure, le nerf régénéré ; l'animal a retrouvé alors le même comportement qu'après la première opération. Ce comportement avait

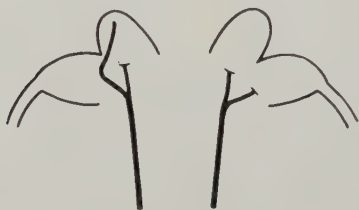


FIG. 59.



FIG. 60.

FIG. 59. — Opération « R » dans le labyrinthe gauche, suppression du canal horizontal et du canal vertical antérieur dans le labyrinthe droit.

FIG. 60. — Suppression bilatérale des canaux horizontaux et verticaux antérieurs.

persisté sans modification chez une autre des quatre grenouilles opérées des deux côtés ; chez cet animal, qui restait donc privé des deux canaux horizontaux et des deux canaux antérieurs (fig. 60), l'innervation « R » ne s'était pas réalisée. Enfin cette innervation avait dû se faire incomplètement chez la dernière des quatre grenouilles : celle-ci a continué, en effet, à exécuter des mouvements de manège des deux côtés, mais plus souvent vers la droite que vers la gauche, et la déviation vers la droite se produisait irrégulièrement au cours des chutes de la tête.

4. — Contrôle histologique.

Si l'on coupe les nerfs ampullaires du canal horizontal et du canal vertical antérieur et si, en même temps, on détruit le ganglion de Scarpa pour empêcher toute régénération, les crêtes dégénèrent et, deux mois après l'opération, elles ont entièrement disparu (fig. 61).

Des coupes histologiques ont été faites, au bout du même délai, chez des grenouilles « R » ; dans l'oreille opérée, on peut voir que la crête de l'ampoule horizontale est détruite, tandis que celle de l'ampoule verticale antérieure a une struc-

ture normale (fig. 62) ; par ailleurs, l'étude des coupes en série permet de suivre le trajet des filets nerveux : on voit les fibres du nerf ampullaire horizontal aboutir à l'ampoule verticale antérieure et pénétrer dans la crête de cette ampoule.



FIG. 61. — Disparition des crêtes ampullaires du canal horizontal et du canal vertical antérieur, deux mois après section des nerfs ampullaires et destruction du ganglion de Scarpa (coupe horizontale). Comparer avec fig. 19, p. 32 ($\times 45$).

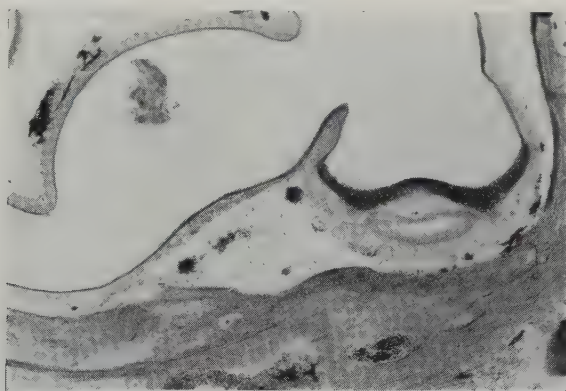


FIG. 62. — Grenouille « R » : crête ampullaire du canal horizontal détruite, crête du canal antérieur ayant une structure normale (coupe horizontale). Comparer avec fig. 19, p. 32 et fig. 61 ($\times 45$).

5. — Discussion.

1° Chez une grenouille « R » opérée du côté gauche, la réaction « R » se produit vers la droite. Déviation de la tête et incurvation de l'animal vers la droite sont habituellement des réactions dues à la stimulation du canal horizontal gauche par un courant d'endolymphe ampullopète — stimulation qui, rappelons-le, accroît l'activité électrique du nerf ampullaire horizontal ; ces réactions répondent ici à la stimulation du canal vertical antérieur par le courant ampullofuge que

crée, dans ce canal, la chute de la tête. Or, lorsque la crête du canal vertical a son innervation normale, un tel courant produit un accroissement de l'activité électrique du nerf ampullaire de ce canal (LEDoux, 1948) ; on peut penser que, chez les grenouilles « R », il produit aussi un accroissement d'activité sur le nerf aboutissant à la crête du canal vertical, c'est-à-dire, ici, le nerf ampullaire du canal horizontal ; ainsi se réaliseraient, par la stimulation du canal vertical antérieur, les réactions habituellement dues à la stimulation du canal horizontal.

2° La disparition, chez les grenouilles « R », de la tendance à tourner vers le côté opéré — tendance qui reste nette, habituellement, lorsque l'innervation caractéristique de ces animaux ne se réalise pas — montre que l'action tonique du canal horizontal de l'oreille intacte peut être équilibrée par celle du canal vertical antérieur de l'oreille opérée ; ainsi, ce canal remplace, dans sa fonction tonique, le canal horizontal supprimé. Or, il est probable que la symétrie tonique, chez l'animal normal, résulte d'un équilibre entre les activités électriques des nerfs correspondant aux canaux horizontaux opposés ; on peut donc penser que l'activité électrique de repos du nerf ampullaire horizontal est sensiblement la même, quand ce nerf est dévié pour innerver la crête du canal vertical, que lorsqu'il innerve, normalement, celle du canal horizontal.

Il peut même arriver que l'action tonique du canal vertical opéré l'emporte sur celle du canal horizontal du labyrinthe opposé ; nous avons en effet observé des grenouilles « R » qui avaient tendance à tourner spontanément vers le côté intact, comme si l'activité électrique du nerf ampullaire du canal horizontal était plus grande dans l'oreille opérée que dans l'oreille intacte.

Cependant, chez les grenouilles « R », même lorsque la réaction caractéristique est tout à fait bien établie, il arrive parfois que la tête, en retombant, après avoir été projetée vers le haut, dévie vers le côté opéré, ou que l'animal fasse un tour rapide de ce côté ; ainsi, il semble qu'à certains moments — rares et de courte durée — l'équilibre puisse être à nouveau rompu, et que l'innervation « R » cesse parfois un instant de produire ses conséquences.

3° Les effets de l'opération « R » n'étant pas constants, nous détaillerons maintenant les résultats obtenus sur une série de 31 grenouilles opérées à la saison la plus favorable. Chez 22 d'entre elles, un mois après l'opération, la réaction « R » se produisait de façon régulière ; sur ce nombre, 16 avaient perdu la tendance à tourner vers la gauche, tandis que les 6 autres possédaient encore légèrement cette tendance. Huit autres grenouilles de ce groupe de 31, au bout du même délai, présentaient la réaction « R » de façon irrégulière ; 2 d'entre elles n'avaient plus tendance à tourner vers la gauche, tandis que 4 avaient encore une légère tendance, et 2, une forte tendance, à le faire. Une grenouille, enfin, ne présentait pas la réaction « R », et tournait souvent vers la gauche ; cet animal était semblable aux témoins, et, manifestement, la crête ampullaire du canal antérieur n'avait pas été innervée par le nerf du canal horizontal. Mais, en considérant l'ensemble des autres animaux, on voit qu'il n'y a pas tout à fait parallélisme dans le degré de développement des deux effets de l'opération « R » : il arrive que la symétrie tonique soit complète, la réaction « R » étant irrégulière ; inversement,

la symétrie tonique peut rester imparfaite, alors que la réaction « R » se produit très régulièrement ; quand cette différence existe entre deux grenouilles « R », elle ne disparaît pas au cours des semaines suivantes. On ne peut proposer qu'une explication, pensons-nous : c'est que les fibres du nerf ampullaire ne jouent pas toutes le même rôle ; sans doute, certaines de ces fibres ont-elles plutôt une fonction tonique, qui s'exprime par l'action permanente du canal semi-circulaire ; d'autres fibres, au contraire, doivent intervenir surtout — ou seulement — à l'occasion d'une stimulation du canal ; la régénération qui se produit chez les grenouilles « R » pourrait aboutir, selon les cas, à une prédominance des unes ou des autres. Une telle interprétation est en accord avec les observations de GERNANDT (1949) sur l'activité électrique des fibres du nerf vestibulaire chez le Chat.

C. — RÉACTIONS ROTATOIRES DES GRENOUILLES POSSÉDANT LA NOUVELLE INNERVATION

Chez les grenouilles « R », la rotation stimule un seul canal horizontal, mais l'animal, au repos, n'est pas affecté de la dissymétrie tonique qui résulterait de

	R1		R2		R3		R4		R5		R6		R7	
	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH	H	AH
A														
B														
C														
D														

FIG. 63. — Réactions postrotatoires des grenouilles « R » après des rotations de longue durée.
R1 à R7 : désignation des grenouilles. Même légende que fig. 52, p. 71.

la suppression pure et simple de l'autre canal. En effet, si l'opération « R » est réalisée, par exemple, dans l'oreille gauche, l'action tonique du canal antérieur gauche équilibre, nous l'avons vu, celle du canal horizontal droit ; d'autre part, celui-ci est seul stimulé par la rotation dans le plan horizontal, et l'on peut s'en assurer en coupant son nerf : toutes les réactions rotatoires se trouvent alors supprimées.

Nous avons étudié les réactions rotatoires, un mois après l'opération, chez 7 grenouilles « R » — aveugles, bien entendu — choisies parmi celles dont la réaction caractéristique était le plus régulière, et dont la dissymétrie tonique avait disparu ; toutes avaient été opérées dans l'oreille gauche. Pour chacun de ces animaux, les réactions perrotatoires et postrotatoires présentent les mêmes caractères, mais,

comme nous l'avons déjà indiqué, on ne peut comparer avec quelque précision que les postrotatoires ; pour cette raison, elles seules ont été représentées (fig. 63).

Comme chez les grenouilles simplement privées du canal horizontal gauche, on voit que les réactions dirigées vers la gauche sont ici d'amplitude plus faible que chez des grenouilles ayant les deux canaux horizontaux ; il y a également une élévation du seuil ; en employant la vitesse de 6 degrés/s, certaines grenouilles ne réagissent jamais, d'autres, irrégulièrement (comparer la figure 63 avec les figures 35 et 36, p. 48).

Chez deux de ces animaux (R1 et R2), les réactions vers la droite et vers la gauche sont aussi inégales que chez les grenouilles privées depuis un mois du canal horizontal gauche (voir fig. 52, p. 71). Chez les 5 autres, les réactions vers la gauche ont une prépondérance beaucoup moins marquée ; elles sont égales ou presque égales aux réactions vers la droite, avec les vitesses de 120 et 35 degrés/s, mais il n'en est pas ainsi avec les vitesses plus faibles ; en particulier, toutes les grenouilles « R » présentent un seuil plus élevé pour les réactions vers la droite que pour les réactions vers la gauche. Dans l'ensemble, les réactions postrotatoires de ces animaux sont comparables à celles des grenouilles privées du canal horizontal gauche, après un an de compensation (voir fig. 53) ; par ailleurs, quand on soumet les grenouilles « R » à l'épreuve de la rotation dirigée alternativement dans l'un et l'autre sens, il est rare qu'elles se mettent en mouvement : elles restent en général sur place, tournant la tête alternativement d'un côté et de l'autre, chaque fois que change le sens de rotation ; l'une d'elles, seulement, se déplace assez souvent au cours de cette épreuve, mais autant vers la droite que vers la gauche ; sa sensibilité vestibulaire paraît plus grande que celle des autres animaux du même groupe, puisque ses réactions postrotatoires, avec la vitesse de 120 degrés/s, sont en général des mouvements de manège, qui ont lieu d'un côté ou de l'autre, selon le sens de la rotation (R 7, fig. 63).

En résumé, chez les grenouilles « R », un mois après l'opération, les réactions rotatoires sont en général beaucoup moins dissymétriques qu'elles ne le sont, au bout du même délai, chez des grenouilles seulement privées d'un canal horizontal. Dans la discussion qui suit, nous examinerons la signification des résultats précédemment exposés, et nous rechercherons l'interprétation qu'il est possible d'en donner.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les résultats de ce travail peuvent s'ordonner sous forme de réponses aux trois questions successives (voir Introduction, p. 20) qui délimitent le problème du sens de stimulation des canaux semi-circulaires.

1° Un canal horizontal, chez la Grenouille, est stimulant tant par un courant d'endolymphe ampullofuge que par un courant ampullopète, et peut donner naissance à des réactions dans les deux sens, en l'absence du canal opposé ; c'est ce

que montre l'étude des grenouilles privées d'un labyrinthe, ou d'un canal semi-circulaire horizontal. La stimulation par un courant ampullofuge n'a d'effet important et régulier qu'après plusieurs semaines de compensation, mais elle peut déjà produire des réactions perceptibles, quoique rares et très faibles, dans les jours qui suivent l'opération.

2° On peut admettre que, lorsque l'appareil vestibulaire est intact, les canaux horizontaux ont aussi un fonctionnement bidirectionnel, et que tous deux participent alors aux réactions dans les deux sens. Des faits de deux sortes appuient cette hypothèse :

a) Après suppression d'un canal horizontal, les réactions dues à un courant ampullofuge dans le canal horizontal intact deviennent d'autant plus marquées que la dissymétrie tonique est plus atténuée (compensation) ; par ailleurs, un effet semblable à celui de la compensation est obtenu si le canal supprimé se trouve remplacé, dans sa fonction tonique, par un autre canal semi-circulaire. Il est donc logique de penser que l'unidirectionnalité d'un canal horizontal, après la suppression du canal opposé, est une conséquence de la dissymétrie tonique, et qu'un canal horizontal est fondamentalement bidirectionnel ; d'ailleurs, s'il en était autrement, il faudrait supposer que la compensation fait apparaître en quelques jours, ou même en quelques heures, de nouveaux arcs réflexes ; bien que certaines expériences sur le Pigeon aient suggéré à van EYCK (1953, 1954) une telle interprétation, elle nous semble, comme à FLUUR (1960), difficile à admettre.

b) Lorsque la rotation ne peut agir que sur un canal horizontal, les réactions rotatoires, même dans le sens où elles sont le plus marquées, ont une amplitude plus faible et un seuil plus élevé que lorsque les deux canaux sont stimulés à la fois. La différence est parfois faible, mais elle nous paraît suffisamment probante ; on peut d'ailleurs, à l'appui de cette façon de penser, rappeler ici le cas de l'audition monaurale et binaurale ; nous ne percevons guère mieux l'intensité des sons avec les deux oreilles qu'avec une seule : l'amélioration est de 3 décibels en moyenne, alors que les intensités audibles s'étendent sur plus de 120 décibels.

3° La bidirectionnalité étant admise, il reste à savoir si la stimulation à la même efficacité dans les deux sens, c'est-à-dire si, pour une même valeur du stimulus, un canal semi-circulaire horizontal peut donner naissance à des réactions d'amplitude égale des deux côtés.

On sait qu'un courant d'endolymphe ampullopète détermine un accroissement de l'activité électrique du nerf ampullaire, un courant ampullofuge une inhibition de cette activité. D'après LEDOUX (1958), pour des stimuli de même valeur, les réponses électriques globales — accroissement ou diminution, selon le cas, de l'intégrale des décharges élémentaires — ont la même valeur absolue dans les deux sens, si les stimuli n'ont pas une intensité trop élevée, c'est-à-dire si, dans les conditions d'accélération et de décélération que réalisent nos expériences, la vitesse de rotation uniforme ne dépasse pas 70°/s. En effet, pour cette valeur de la vitesse, la stimulation par un courant ampullofuge fait disparaître toute activité

électrique sur le nerf ; une stimulation plus intense, dans ce sens, ne peut donc pas produire un effet plus important. L'accroissement d'activité dû à un courant ampullopète n'est pas limité de la même façon ; la réponse électrique, dans ce cas, peut dépasser la valeur de l'activité de repos.

D'après ces données, on pourrait penser que, une fois la dissymétrie tonique annulée, les deux sens de stimulation vont donner naissance à des réactions d'amplitude égale, si les stimuli sont de faible intensité. Cependant, l'étude des réactions rotatoires chez les grenouilles « R » montre qu'il n'en est, en général, pas ainsi (voir fig. 63, p. 83) : certaines grenouilles « R », bien que n'ayant plus tendance à tourner du côté opéré, conservent des réactions dissymétriques pour toutes les valeurs du stimulus ; d'autres, les plus nombreuses, ont des réactions dont l'amplitude est sensiblement égale dans les deux sens pour une valeur moyenne du stimulus (vitesse : 35 degrés/s), mais très inégales selon le sens, si le stimulus est de faible intensité ; en particulier, le seuil reste plus élevé pour les réactions dirigées vers le côté intact que pour les réactions de sens inverse. Enfin, une grenouille « R », parmi les sept qui ont été étudiées de ce point de vue, présente des réactions sensiblement symétriques pour toutes les valeurs du stimulus, sauf, précisément, au voisinage du seuil. En résumé, c'est lorsque l'intensité de la stimulation est supérieure, ou légèrement inférieure, à la limite indiquée par LEDOUX que les réactions ont sensiblement la même amplitude des deux côtés ; au contraire, avec des stimuli faibles, les réactions, chez les grenouilles « R », sont nettement dissymétriques ; le seuil, notamment, n'a pas la même valeur dans les deux sens (fig. 63) : il est plus élevé pour les réactions dirigées vers le côté intact que pour les réactions de sens inverse.

Ainsi, à l'exception d'un cas — un animal privé du canal horizontal gauche, après un an de compensation (voir fig. 53, p. 71) — nous avons toujours observé qu'un courant ampullopète était plus efficace qu'un courant ampullofuge : il détermine des réactions plus marquées, et le seuil de ces réactions est moins élevé, même lorsqu'on ne peut invoquer une dissymétrie tonique pour expliquer la dissymétrie des réactions.

Nous ne pensons pas que ces faits soient en contradiction avec la symétrie des réponses électriques, observée par LEDOUX. En effet, un courant ampullopète et un courant ampullofuge identiques — au sens près — du point de vue mécanique, peuvent ne pas être des stimuli équivalents, même s'ils déterminent des réponses électriques égales en valeur absolue ; en d'autres termes, une augmentation et une diminution de l'activité électrique du nerf, si elles ont globalement la même valeur absolue, n'affectent peut-être pas symétriquement toutes les fibres ; à plus forte raison, ne pouvons-nous pas attendre qu'elles retentissent symétriquement sur le système réflexe. L'hypothèse formulée ici, à savoir que les fibres du nerf ampul-laire ne se comportent pas de façon uniforme sous l'action des stimulations, s'accorde avec celle que nous avons faite précédemment (p. 83) ; l'une et l'autre peuvent trouver quelque appui dans les résultats des recherches électrophysiologiques de GERNANDT (1949) sur les fibres du nerf vestibulaire du Chat. Supposons, en outre, que la répartition de l'inhibition — dans un sens — et de l'accrois-

sement d'activité — dans l'autre sens — parmi les fibres du nerf, ne soit pas exactement la même avec des stimuli de diverses intensités, ou chez des individus différents ; on comprend alors aisément que la stimulation du canal horizontal intact, chez des grenouilles « R » ou chez des grenouilles privées depuis longtemps de l'autre canal horizontal, puisse produire, selon le cas, des réactions égales des deux côtés, ou des réactions inégales.

En résumé, lorsque la dissymétrie tonique est supprimée, des courants d'endolymphe équivalents du point de vue mécanique, mais de sens opposé, déterminent parfois, chez la Grenouille, des réactions symétriques ; cependant, le plus souvent, il n'en est pas ainsi, et les réactions produites par un courant ampullopète sont plus marquées que les réactions dues à un courant ampullofuge. Par suite, en admettant que les propriétés d'un canal semi-circulaire soient les mêmes lorsque l'appareil vestibulaire est intact, on peut penser que, dans ce cas, les réactions dirigées vers chacun des côtés de l'animal sont dues aux deux canaux horizontaux : principalement au canal controlatéral, stimulé par un courant d'endolymphe ampullopète, et, accessoirement, au canal ipsilatéral, stimulé par un courant ampullofuge.

RÉSUMÉ

Ce travail se rapporte à un problème encore débattu, que pose le fonctionnement des canaux semi-circulaires. On sait que le déplacement de l'endolymphe et les déviations de la cupule provoquent, dans l'ampoule d'un canal semi-circulaire, la stimulation des cellules ciliées, et sont ainsi à l'origine de certains réflexes posturaux et oculaires. On admet souvent que les canaux semi-circulaires sont unidirectionnels dans leur activité réflexogène, c'est-à-dire que le courant endolympatique dans un certain sens constitue le seul stimulus efficace (le courant ampullopète, dans le cas d'un canal horizontal). Cependant, chez l'Homme, les canaux horizontaux sont bidirectionnels : les courants ampullopètes et les courants ampullofuges, dans chacun de ces canaux, sont également réflexogènes. En va-t-il de même chez d'autres Vertébrés ? La question reste posée, et nous avons tenté d'y répondre dans le cas d'un Amphibien, la Grenouille verte (*Rana esculenta*). Notre méthode consiste essentiellement en éliminations de canaux semi-circulaires (par section de branches du nerf vestibulaire) combinées avec l'observation des réactions motrices de l'animal.

I. — Réactions rotatoires lorsque l'appareil vestibulaire est intact.

On sait que le stimulus adéquat d'un canal semi-circulaire est l'accélération angulaire produite par un mouvement de rotation ayant une composante dans le plan de ce canal. En soumettant un animal à une rotation autour d'un axe vertical — rotation qui stimule les canaux horizontaux — on observe des réactions motrices au début du mouvement (réactions dites perrotatoires) et à l'arrêt (réac-

tions postrotatoires). Chez la Grenouille, ces réactions sont principalement des incurvations et des déplacements de la tête et du corps ; elles se font en sens inverse du mouvement lorsqu'elles sont perrotatoires, dans le sens du mouvement lorsqu'elles sont postrotatoires. La vision participant à l'élaboration de ces réactions motrices, nos expériences ont été faites sur des animaux aveugles. Dans ces conditions, si l'appareil vestibulaire est intact, les réactions rotatoires, pour des stimulations de même valeur absolue et de sens inverse, sont parfaitement symétriques.

II. — Élimination fonctionnelle d'un canal semi-circulaire horizontal : effets immédiats.

On élimine fonctionnellement un canal semi-circulaire en coupant son nerf ampullaire, ce qui ne modifie pas le fonctionnement des autres récepteurs labyrinthiques. Si l'on réalise cette opération pour un canal horizontal, il apparaît une dissymétrie tonique, qui se traduit par une tendance de l'animal à tourner spontanément vers le côté opéré ; de plus, les réactions per- et postrotatoires, conservées lorsqu'elles se produisent vers le côté opéré, sont abolies vers le côté intact. Or, les réactions ainsi maintenues sont celles que provoquent des courants d'endolymphe ampullopètes dans le canal horizontal intact ; un courant ampullofuge dans le même canal est sans effet, et, par conséquent, dans les conditions ainsi réalisées, le principe de l'unidirectionnalité semble vérifié.

III. — Compensation.

Au cours des semaines qui suivent l'opération — toutes précautions ayant été prises pour empêcher le nerf de régénérer sa partie périphérique — la tendance à tourner vers le côté opéré s'atténue ; en même temps, il apparaît des réactions per- et postrotatoires dirigées vers le côté intact, réactions dont l'amplitude, d'abord très faible, augmente avec le temps. Ces réactions, ainsi apparues à la faveur de la compensation, sont dues à des courants d'endolymphe ampullofuges dans le canal horizontal conservé, et montrent que de tels courants sont maintenant efficaces.

Un an après l'opération, la dissymétrie tonique est devenue peu sensible ; les réactions ont lieu dans un sens ou dans l'autre, selon le sens de la rotation ; elles sont seulement un peu plus marquées lorsqu'elles se produisent vers le côté opéré que vers le côté intact. Par ailleurs, dans un sens aussi bien que dans l'autre, l'amplitude est un peu plus faible, et le seuil un peu plus élevé, que chez les animaux dont l'appareil vestibulaire est intact. De ces observations, nous tirons les conclusions suivantes :

1° un canal horizontal, chez la Grenouille, est essentiellement bidirectionnel dans ses actions réflexogènes ;

2° l'unidirectionnalité observée après la suppression d'un canal horizontal est à mettre sur le compte de la dissymétrie tonique ;

3° chez l'animal dont l'appareil vestibulaire est intact, les deux canaux horizontaux participent à la fois aux réactions rotatoires dans les deux sens ;

4° d'après ce que l'on sait de l'activité électrique du nerf ampullaire, des réflexes peuvent être produits par une inhibition ou par une augmentation de cette activité.

IV. — Substitution d'un canal vertical à un canal horizontal.

Partant des conclusions précédentes, nous avons cherché à éviter la dissymétrie tonique que provoque l'élimination d'un canal horizontal. A cet effet, nous avons amené le nerf ampullaire du canal horizontal à innervé la crête du canal vertical antérieur. Une fois réalisée cette nouvelle innervation (qui, naturellement, a fait l'objet de contrôles histologiques), le canal horizontal est remplacé, dans son activité tonique, par le canal vertical ; en outre, la stimulation de celui-ci provoque des réactions qui sont habituellement dues à la stimulation du canal horizontal. Le comportement des Grenouilles ainsi opérées nous conduit à des conclusions nouvelles, complétant celles qui ont déjà été énoncées :

1° le nerf ampullaire d'un canal horizontal contient sans doute deux sortes de fibres, les unes participant principalement à la fonction tonique du canal, les autres intervenant surtout lors des stimulations produites par les courants d'endolymphe ;

2° les courants ampullofuges ont, en général, un pouvoir réflexogène plus faible que les courants ampullopètes ;

3° lorsque l'appareil vestibulaire est intact, les réactions dirigées vers chacun des côtés de l'animal sont dues principalement au canal horizontal controlatéral, stimulé par un courant d'endolymphe ampullopète, et, accessoirement, au canal ipsilatéral, stimulé par un courant ampullofuge.

SUMMARY

This work deals with a problem which is still being debated and which involves the functioning of the semi-circular canals. It is known that the flow of endolymph and the deflection of the cupula arouse, in the ampulla of a semi-circular canal, the stimulation of the hair cells, and are therefore the source of certain postural and ocular reflexes. It is frequently accepted that the semi-circular canals are uni-directional in their reflexogenic action ; in other words, only one direction of the endolymphatic flow is the effective stimulus (the ampullopetal flow in the case of a horizontal canal). In man, however, the horizontal canals are bi-directional : both the ampullopetal and the ampullofugal endolymphatic currents, in each of these canals, can evoke reflexes. Does this hold true for other Vertebrates ? The question remains open. We have tried to resolve it in the

case of an Amphibian : the green frog (*Rana esculenta*). Our method consists essentially in the elimination of semi-circular canals (by transection of branches of the vestibular nerve) combined with the observation of the animal's motor reactions.

I. — Rotatory reactions where the vestibular apparatus is intact.

It is known that the adequate stimulus of a semi-circular canal is the angular acceleration produced by a movement of rotation about an axis which is not parallel to the plane of the canal. By subjecting an animal to a rotation about a vertical axis — rotation which stimulates the horizontal canals — one observes motor reactions when the rotation begins (perrotatory reactions) and when it stops (postrotatory reactions). In the frog, these reactions are mainly incurvations, and displacements of the head and the body ; perrotatory reactions are in the direction opposed to that of the rotation, postrotatory reactions are in the same direction as the rotation. Sight participating in the elaboration of these motor reactions, our experiments were conducted on blind animals. Under such conditions, if the vestibular apparatus is intact, the rotatory reactions are strictly symmetrical, in the case of stimulations of the same absolute value and opposite directions.

II. — Functional elimination of one horizontal semi-circular canal : immediate effects.

A semi-circular canal can be functionally eliminated by transection of its ampullary nerve. This does not modify the functioning of the other labyrinthine receptors. If this operation is performed on a horizontal canal, a tonic asymmetry appears, which manifests itself by the tendency of the animal to turn spontaneously toward the operated side. Moreover, the per- and postrotatory reactions still occur when they are directed to the operated side, but they are abolished on the intact side. The reactions thus maintained are those which are produced by the ampullopetal currents of endolymph in the unoperated horizontal canal ; the ampullofugal currents in the same canal are ineffective and, consequently, under the conditions thus obtained, the principle of uni-directionality seems to be established.

III. — Compensation.

In the weeks following the operation, the necessary precautions having been taken to prevent the regeneration of the peripheral portion of the transected nerve, the tendency to turn toward the operated side nevertheless decreases ; at the same time, per- and postrotatory reactions directed toward the unoperated side appear, reactions whose amplitude increases with time. The reactions thus developed are due to ampullofugal currents of the endolymph in the unoperated horizontal canal, and demonstrate that such currents are now effective.

A year after the operation, the tonic asymmetry has become considerably less perceptible ; the reactions occur in one direction or the other, according to the direction of the rotation ; they are however somewhat more marked when they occur on the operated side than on the other. In one direction as in the other, the amplitude is somewhat restricted and the threshold a little higher than in animals whose vestibular apparatus is intact.

From these observations, we draw the following conclusions :

1° A horizontal semi-circular canal, in the frog, is essentially bi-directional in its reflexogenic action.

2° The uni-directionality observed after the functional elimination of a horizontal canal is attributable to the tonic asymmetry.

3° In an animal whose vestibular apparatus is intact, both horizontal canals participate together in rotatory reactions in both directions.

4° According to what is known about the electric activity of the ampullary nerve, reflexes can be produced by inhibition or by augmentation of this activity.

IV. — Substitution of a vertical canal for a horizontal one.

Basing ourselves on the preceding conclusions, we tried to avoid the tonic asymmetry provoked by the elimination of a horizontal semi-circular canal. For this purpose, we innervated the crista of the anterior vertical canal with the ampullary nerve of the horizontal canal. Having realized this new innervation (which, of course, has been histologically controlled), the horizontal canal is replaced in its tonic activity by the vertical canal ; further, the stimulation of this canal provokes reactions which normally result from the stimulation of the horizontal canal. The behaviour of the frogs operated in this way leads us to new conclusions completing the preceding ones :

1° The ampullary nerve of a horizontal semi-circular canal probably contains two kinds of fibers, one taking part mainly in the tonic function of the canal, the other participating especially during the stimulation produced by the flow of endolymph.

2° The ampullofugal currents generally have a reflexogenic action weaker than that of the ampullopetal currents.

3° When the vestibular apparatus is intact, the reactions directed toward one or the other side of the animal result mainly from the stimulation of the contralateral horizontal canal by an ampullopetal flow of endolymph, and, to a lesser extent, from the stimulation of the ipsilateral horizontal canal by the ampullofugal current.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN, E. D. (1943). Discharges from vestibular receptors in the cat. *J. Physiol., London*, **101**, 389-407.
- ASHCROFT, D. W. et HALLPIKE, C. S. (1934). Action potentials in the saccular nerve in the frog. *J. Physiol., London*, **81**, 23-24 P.
- BARANY, R. (1906). Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rythmischen Nystagmus. *Msschr. Ohrenheilk.*, **40**, 193-297.
- BARANY, R. (1907). Weitere Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rythmischen Nystagmus. *Msschr. Ohrenheilk.*, **41**, 477-526.
- BECHTEREW, W. VON (1883). Ergebnisse der Durchschneidung des Nervus acusticus nebst Erörterung der Bedeutung der semicirculären Kanäle für das Körpergleichgewicht. *Pflüg. Arch.*, **30**, 312-347.
- BIRUKOW, G. (1937). Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches. *Z. vergl. Physiol.*, **25**, 92-142.
- BREUER, J. (1873). Ueber Bogengänge des Labyrinths. *Allg. Wien. med. Z.*, **18**, 598 et 606.
- BURLET, H. M. de (1929). Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des perilymphatischen Raumes. *Acta oto-laryng.*, **13**, 153-187.
- BUYS, E. (1924). Contribution à l'étude du nystagmus oculaire de la rotation chez l'Homme (II). *Rev. Oto-Neuro-Oculist.*, **2**, 721-749.
- BUYS, E. (1925). Contribution à l'étude du nystagmus oculaire de la rotation chez l'Homme (III). *Rev. Oto-Neuro-Oculist.*, **3**, 10-32.
- BUYS, E. et RIJLANT, P. (1932). Méthode d'exploration de l'oreille non acoustique. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **110**, 986-988.
- CAUSSÉ, R. et GRIBENSKI, A. (1948). La compensation après section unilatérale du nerf vestibulaire chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **142**, 817-818.
- CAWTHORNE, T. E., FITZGERALD, G. et HALLPIKE, C. S. (1942). Studies in human vestibular function. Observations on the directional preponderance of caloric nystagmus resulting from unilateral labyrinthectomy. *Brain*, **65**, 138-160.
- CRUM BROWN, A. (1874 a). Preliminary note on the sense of rotation and the function of the semicircular canals of the internal ear. *Proc. roy. Soc. Edinb.*, **8**, 255-257.
- CRUM BROWN, A. (1874 b). On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semi-circular canals of the internal ear. *J. Anat., London*, **8**, 327-331.
- DOHLMAN, G. (1938). On the mechanism of transformation into nystagmus on stimulation of the semi-circular canals. *Acta oto-laryng.*, **26**, 425-442.
- DOHLMAN, G. (1944). Investigations in the function of semi-circular canals. *Acta oto-laryng.*, suppl. **51**, 211-219.
- DU VERNEY, J. (1683). *Traité de l'organe de l'ouïe*, Paris.
- ECKEL, W. (1954). Elektrophysiologische und histologische Untersuchungen im Vestibulariskerngebiet bei Drehreizen. *Arch. Ohr.-Nas.- U. Kehlk.-Heilk.*, **164**, 487-513.
- ECKER, A. (1901). *Anatomie des Frosches*, Braunschweig.
- EGMOND, A. A. J. van (1957). Cupulométrie, in : AUBIN, A. *L'appareil vestibulaire*, P.U.F., Paris, 289-313.
- EGMOND, A. A. J. van, GROEN, J. J. et JONGKEES, L. B. W. (1949). The turning test with small regulable stimuli. *J. Laryng.*, **63**, 299-305.
- EGMOND, A. A. J. van, GROEN, J. J. et JONGKEES, L. B. W. (1952). The function of the vestibular organ. *Pract. oto-rhino-laryng., Basel*, **14**, suppl. 2.
- ENGSTRÖM, H. (1958). On the double innervation of the sensory epithelia of the inner ear. *Acta oto-laryng.*, **49**, 109-118.
- EWALD, J. R. (1892). *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus*, Bergmann, Wiesbaden.
- EYCK, M. van (1951). Contribution à l'étude de l'électrophysiologie de l'appareil vestibulaire, *Acta med. belg., Bruxelles*, 82 pp.

- EYCK, M. van (1953). Étude électromyographique des réflexes labyrinthiques cervicaux du Pigeon. *Acta oto-laryng.*, **43**, 303-310.
- EYCK, M. van (1954). Recherches sur le phénomène de compensation après labyrinthectomie. *Acta oto-laryng.*, **44**, 456-461.
- FITZGERALD, G. et HALLPIKE, C. S. (1942). Studies in human vestibular function. Observations on the directional preponderance of caloric nystagmus resulting from cerebral lesions. *Brain*, **65**, 115-137.
- FLOURENS, P. (1842). *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés*. 2^e éd., Baillière, Paris, 516 pp.
- FLUUR, E. (1960). Vestibular compensation after labyrinthine destruction. *Acta oto-laryng.*, **52**, 367-375.
- GERNANDT, B. E. (1949). Response of mammalian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation. *J. Neurophysiol.*, **12**, 173-184.
- GERNANDT, B. E. (1950). The effect of the centrifugal force upon the nerve discharge from the horizontal canal. *Acta physiol. scand.*, **21**, 61-72.
- GERNANDT, B. E. (1952). The effect of vestibular stimulation upon the activity of the primary motor neurons of the spinal cord. *Acta physiol. scand.*, **27**, 169-182.
- GERNANDT, B. E. et THULIN, C. A. (1952). Vestibular connections of the brain stem. *Amer. J. Physiol.*, **171**, 121-127.
- GOLTZ, F. (1870). Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. *Pflüg. Arch.*, **3**, 172-192.
- GRIBENSKI, A. (1948). Section bilatérale du nerf vestibulaire et inversion de Bechterew chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **142**, 946-947.
- GRIBENSKI, A. (1953 a). Section et régénération des nerfs ampullaires des canaux semi-circulaires antérieurs chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **147**, 404-406.
- GRIBENSKI, A. (1953 b). Section des nerfs ampullaires des canaux semi-circulaires horizontaux chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **147**, 662-665.
- GRIBENSKI, A. (1954). Sur le sens des réactions provoquées par la stimulation d'un canal semi-circulaire horizontal chez la Grenouille. *J. Physiol., Paris*, **46**, 377-379.
- GRIBENSKI, A. (1955). La compensation après suppression d'un canal semi-circulaire horizontal chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **149**, 1221-1223.
- GRIBENSKI, A. (1957). Recherches sur la compensation après suppression d'un labyrinthe ou d'un canal semi-circulaire horizontal chez la Grenouille. *Acta oto-laryng.*, **47**, 410-420.
- GRIBENSKI, A. (1959). Modification expérimentale de l'innervation des canaux semi-circulaires chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **153**, 1516-1517.
- GRIBENSKI, A. (1960). Sur l'action tonique des canaux semi-circulaires chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **154**, 2218-2219.
- GRIBENSKI, A. (1962 a). Les deux sens de stimulation d'un canal semi-circulaire horizontal chez la Grenouille. *J. Physiol., Paris*, **54**, 349-350.
- GRIBENSKI, A. (1962 b). Sens de stimulation des canaux semi-circulaires chez la Grenouille. *XX^e Congr. int. Sci. physiol., Leiden*, **2**, 1015.
- GROEN, J. J., LÖWENSTEIN, O. et VENDRIK, A. J. H. (1952). The mechanical analysis of the responses from the end-organ of the horizontal semi-circular canal in the isolated Elasmobranch labyrinth. *J. Physiol., London*, **117**, 329-346.
- HALLER, A. de (1769). *Éléments de Physiologie*, Paris.
- HUIZINGA, E. (1936). On the tonic and dynamic function of the cristae. *Acta oto-laryng.*, **24**, 82-95.
- IRELAND, P. E. et FARKASHIDY, J. (1961). Studies on the efferent innervation of the vestibular end-organs. *Ann. Otol., etc., St-Louis*, **70**, 490-503.
- KATSUKI, Y., UCHIYAMA, H. et TOTSUKA, G. (1954). Electrical responses of the single hair cell in the ear of Fish. *Proc. jap. Acad.*, **30**, 248-255.
- KLEYN, A. de, et MAGNUS, R. (1920). Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln. *Pflüg. Arch.*, **178**, 179-192.
- KLEYN, A. de, et MAGNUS, R. (1921). Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. *Pflüg. Arch.*, **186**, 39-60.

- KLEYN, A. de, et MAGNUS, R. (1922). Ueber die Funktion der Otolithen. *Pflüg. Arch.*, **194**, 407-434.
- LEDoux, A. (1948). Activité électrique des nerfs des canaux semi-circulaires chez la Grenouille. *Acta oto-laryng.*, suppl. **78**, 46-54.
- LEDoux, A. (1951). Nouvelle technique pour l'étude de l'activité électrique des nerfs labyrinthiques. *Rev. Laryng.*, suppl., 265-274.
- LEDoux, A. (1956). Réponses électriques de l'ampoule du canal semi-circulaire à la stimulation calorique. *Acta oto-laryng.*, **46**, 290-299.
- LEDoux, A. (1958). *Les canaux semi-circulaires*, Acta med. belg., Bruxelles, 236 pp..
- LEE, F. S. (1894). A study of the sense of equilibrium in fishes. *J. Physiol., London*, **15**, 310-348 et **17**, 192-210.
- LËWENSTEIN, O. (1932). Experimentelle Untersuchungen über den Gleichgewichtssinn der Elritze. *Z. vergl. Physiol.*, **17**, 806-854.
- LËWENSTEIN, O. (1937). The tonic function of the horizontal semi-circular canals in fishes. *J. exp. Biol.*, **14**, 473-482.
- LËWENSTEIN, O. (1950). Labyrinth and equilibrium, in : *Physiological mechanisms in animal behaviour. Symp. Soc. exp. Biol.*, IV, University Press, Cambridge, 60-82.
- LËWENSTEIN, O. et SAND, A. (1936). The activity of the horizontal semi-circular canal of the dogfish. *J. exp. Biol.*, **13**, 416-428.
- LËWENSTEIN, O. et SAND, A. (1940 a). The mechanism of the semi-circular canal. A study of the response of single-fibre preparations to angular acceleration and to rotation at constant speed. *Proc. Roy. Soc. (B)*, **129**, 256-275.
- LËWENSTEIN, O. et SAND, A. (1940 b). The individual and integrated activity of the semi-circular canals of the Elasmobranch labyrinth. *J. Physiol., London*, **99**, 89-101.
- LORENTE DE Nô, R. (1926). Die Grundlagen der Labyrinthphysiologie. *Skand. Arch. Physiol.*, **49**, 251-311.
- MACH, E. (1875). *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen*, Engelmann, Leipzig.
- MAGNUS, R. (1924). The experimental basis for theories on vestibular function. *J. Laryng.*, **39**, 677-685.
- MAIER, M. et LION, H. (1921). Experimenteller Nachweis der Endolymphbewegung im Bogengangsapparat des Ohrlabyrinths bei adäquater und kalorischer Reizung. *Pflüg. Arch.*, **187**, 47-73.
- MAXWELL, S. S. (1923). *Labyrinth and equilibrium*, J.-B. Lippincott Co, Philadelphia and London, 163 pp.
- McNALLY, W. J. (1931). Report upon an experimental investigation of the equilibrial mechanism of the frog's labyrinth. 36th ann. Meet. amer. Acad. Ophthalm. Oto-laryng., 282-305.
- McNALLY, W. J. et TAIT, J. (1925). Ablation experiments on the labyrinth of the frog. *Amer. J. Physiol.*, **75**, 155-179.
- McNALLY, W. J. et TAIT, J. (1933). Some results of section of particular nerve branches to the ampullae of the four vertical semi-circular canals of the frog. *Quart. J. exp. Physiol.*, **23**, 147-195.
- MOWRER, O. H. (1935 a). The nystagmic response of the Pigeon to constant angular acceleration at liminal and supraliminal intensities. *J. comp. Psychol.*, **19**, 177-193.
- MOWRER, O. H. (1935 b). The electrical response of the vestibular nerve during adequate stimulation. *Science*, **81**, 180-181.
- MOWRER, O. H. (1937). The influence of vision during rotation upon the duration of postrotational vestibular nystagmus. *Acta oto-laryng.*, **25**, 351-364.
- NIVEN, J. I. et GRAYBIEL, A. (1953). Directional sensitivity of semi-circular canals following unilateral labyrinthectomy. *J. appl. Physiol.*, **6**, 379-386.
- OHM, J. (1926). Ueber den Einfluss des Schens auf den vestibulären Drehnystagmus und Nachnystagmus. *Z. Hals, Nasen, Ohrenheilk.*, **16**, 521-540.
- QUIX, F. H. (1925). The function of the vestibular organ and the clinical examination of the otolithic apparatus. *J. Laryng.*, **40**, 425-442.
- RETZIUS, G. (1882). *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*, Samson et Wallin, Stockholm.
- ROSS, D. A. (1936). Electrical studies on the frog's labyrinth. *J. Physiol., London*, **86**, 117-146.

- RUTTIN, E. (1914). Ueber Kompensation des Drehnystagmus. *Msebr. Obrenheille.*, **48**, 1118.
- SCHMALTZ, G. (1932). The physical phenomena occurring in the semi-circular canals during rotatory and thermic stimulation. *Proc. R. Soc. Med.*, **25**, 359-381.
- SPERRY, R. W. (1942). Reestablishment of visuo-motor coordination by optic nerve regeneration. *Anat. Rec.*, **84**, 470.
- SPERRY, R. W. (1943). Functional results of crossing sensory nerves in the Rat. *J. comp. Neurol.*, **78**, 59-90.
- SPERRY, R. W. (1945). Centripetal regeneration of the eighth cranial nerve root with systematic restoration of vestibular reflexes. *Amer. J. Physiol.*, **144**, 735-741.
- SPERRY, R. W. et MINER, N. (1949). Formation within sensory nucleus V of synaptic associations mediating cutaneous localization. *J. comp. Neurol.*, **90**, 403-423.
- SPIEGEL, E. A. et DEMETRIADES, D. (1925). Die zentrale Kompensation des Labyrinthverlustes. *Pflüg. Arch.*, **210**, 215-222.
- SPIEGEL, E. A. et SATO, G. (1927). Ueber den Erregungszustand der medullären Zentren nach doppelseitiger Labyrinthausschaltung. *Pflüg. Arch.*, **215**, 106-119.
- STAHL, J. (1958). Electronystagmography in the caloric and rotatory tests. *Acta oto-laryng.*, suppl. **137**.
- STEINHAUSEN, W. (1927). Ueber Sichtbarmachung und Funktionsprüfung der Cupula terminalis in den Bogengangsampullen des Labyrinthes. *Pflüg. Arch.*, **217**, 747-755.
- STEINHAUSEN, W. (1931). Ueber den Nachweis der Bewegung der Cupula in der intakten Bogengangsampulle des Labyrinthes bei der natürlichen rotatorischen und calorischen Reizung. *Pflüg. Arch.*, **228**, 322-328.
- STEINHAUSEN, W. (1933). Ueber die Beobachtung der Cupula in den Bogengangsampullen des Labyrinths des lebenden Hechts. *Pflüg. Arch.*, **232**, 500-512.
- SZENTAGOTHAÏ, J. (1950). The elementary vestibulo-ocular reflex arc. *J. Neurophysiol.*, **13**, 395-407.
- TAIT, J. et McNALLY, W. J. (1925). Rotation and acceleration experiments, mainly on frogs. *Amer. J. Physiol.*, **75**, 140-154.
- TRENDELENBURG, W. et KÜHN, A. (1908). Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien. *Arch. f. Physiol.*, 160-188.
- TRINCKNER, D. (1957). Bestandpotentiale im Bogengangssystem des Meerschweinchens und ihre Änderungen bei experimentelle Cupula-Ablenkungen. *Pflüg. Arch.*, **264**, 351-382.
- TULLIO, P. (1929). *Das Ohr und die Entstehung der Sprache und Schrift*, Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien.
- VILSTRUP, T. (1950). *Studies on the structure and function of the semi-circular canals*, Ejnar Munksgaard, Copenhagen, 139 pp.
- WERSÄLL, J. (1956). Studies on the structure and innervation of the sensory epithelium of the cristae ampullae in the Guinea-Pig. *Acta oto-laryng.*, suppl. **126**, 1-85.
- ZOTTERMAN, Y. (1943). Microphonic effect of teleost labyrinth and its biological significance. *J. Physiol., London*, **102**, 313-318.

Le Gérant : G. MASSON.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Rôle de l'oreille moyenne dans la transmission des vibrations sonores.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 28 février 1963

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE.

